



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS DEL  
NOROESTE, S.C.

---

Programa de Estudios de Posgrado

**“ESTUDIO DE *Thomomys bottae* (Eydoux y Gervais)  
EN BAJA CALIFORNIA: FILOGEOGRAFÍA E  
IMPLICACIONES TAXONÓMICAS.”**

**TESIS**

Que para obtener el grado de

**Doctor en Ciencias**

en

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales  
(Orientación en Ecología)

Presenta

**M. en C. Ana Lilia Trujano Álvarez**

La Paz, BCS, México, 16 de marzo del 2007

## COMITÉ TUTORIAL

### DIRECTOR DE TESIS

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C.

### TUTORES

Dr. Francisco Xavier González Cózatl

Universidad del Estado de Morelos.

Dra. Eileen Lacey

Universidad de California, Berkeley

Dr. Alejandro Maeda Martínez

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C.

Dr. Gophal Murugan

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C

### JURADO EXAMEN DE GRADO

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Dr. Francisco Xavier González Cózatl

Dra. Eileen Lacey

Dr. Alejandro Maeda Martínez

Dr. Gopal Murugan

### SUPLENTE

Dr. Claudio Humberto Mejía Ruiz

## CONTENIDO

Resumen	
Abstract	
Dedicatoria	
Agradecimientos	
I. Introducción General .....	1
Taxonomía .....	5
Distribución .....	6
Biología.....	7
II. Hipótesis de trabajo.....	10
III. Objetivos general .....	11
Objetivos particulares.....	11
IV. Variación morfológica y relaciones filogenéticas de las poblaciones de <i>Thomomys bottae</i> en las tierras bajas de Baja California Sur: implicaciones en la taxonomía de la especie .....	13
Introducción.....	13
Área de estudio.....	16
Suelos .....	19
Material y métodos .....	21
Morfología craneal .....	21
Variación latitudinal.....	22
Coloración.....	22
Genéticos.....	23
Análisis de secuencias.....	24
Resultados .....	27
Morfometría .....	27
Variación latitudinal.....	28
Coloración.....	31
Variación genética.....	34
Discusión .....	42
Morfología .....	42
Coloración.....	45
Genética .....	46
Conclusiones .....	48
V. Filogeografía y estructura genética de las poblaciones de <i>Thomomys</i> en la península de Baja California .....	50
Introducción.....	50
Material y métodos .....	52
Resultados .....	56
Discusión .....	64
Taxonomía del grupo .....	70
Conclusión .....	72
VI. Discusión general.....	73

Taxonomía del grupo.....	80
VII. Conclusiones .....	82
VIII. Literatura Citada .....	85
Apéndice I .....	98
Apéndice II.....	99
Apéndice III .....	100
Anexos .....	104

## INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Actual distribución de las subespecies de <i>T. bottae</i> .....	9
Figura 2. Subprovincias bióticas.....	18
Figura 3. Fenograma con las relaciones entre las poblaciones de <i>T. bottae</i> .....	28
Figura 4. Análisis de variación latitudinal .....	31
Figura 5. Análisis de componentes principales (coloración).....	34
Figura 6. Árbol generado con el criterio de máxima parsimonia .....	36
Figura 7. Máxima Parsimonia (1140pb gen Citocromo b) .....	37
Figura 8. Árbol obtenido con el criterio de Máxima Verosimilitud .....	38
Figura 9. Árbol generado con distancias genéticas el índice de K2P .....	39
Figura 10. Distribución propuesta para <i>Thomomys bottae</i> .....	43
Figura 11. Distribución de haplotipos de <i>Thomomys</i> .....	58
Figura 12. Árbol consenso.....	59
Figura 13. Árbol de la inferencia Bayesiana.....	60
Figura 14. Red haplotípica Clados I-II. ....	61
Figura 15. Red haplotípica Clado III. ....	62
Figura 16 Gráfica de la expansión poblacional.....	64

## INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Resultados del índice taxonómico. ....	28
Tabla 2. Resultados del variación total y acumulada con ACP .....	29
Tabla 3. Resultados de variación aportada por variable (ACP).....	30
Tabla 4. Análisis de varianza .....	30
Tabla 5. Tabla de color (Moda). ....	32
Tabla 6. Resultados de variación total y acumulada para la coloración. ....	33
Tabla 7. Distancias genéticas Kimura 2P. ....	40
Tabla 8. Análisis de varianza Molecular.....	40
Tabla 9. Resultados de la prueba Kishino–Hasegawa .....	41
Tabla 10. Distancias genéticas.....	57
Tabla 11. Parámetros genéticos de todas las poblaciones.....	63

## RESUMEN

Los atributos fisiográficos y la historia geológica que tiene la península de Baja California han afectado la distribución de la flora y fauna presente a lo largo del tiempo. La Península posee un gran número de especies de vertebrados endémicos. Se estima que el grupo de mamíferos tiene aproximadamente un 24 % de formas endémicas al nivel de especie y 67 % a nivel subespecie. Entre los mamíferos presentes en la península, las tuzas de la especie *Thomomys bottae* (Eydoux y Gervais 1936) tienen la capacidad de adaptarse a una amplia gama de condiciones, como consecuencia, las poblaciones presentan un alto nivel de variación genética y morfológica (plasticidad fenotípica). Debido a esta última característica se ha identificado 27 subespecies para la península. Las tuzas por ser organismos fosoriales, presentan una elevada relación al sustrato, para la construcción de sus madrigueras, así mismo son organismos con una baja tasa de dispersión, y con base en la coalescencia se ha determinado su presencia en la península es muy reciente. Lo cual hace a esta especie un modelo adecuado para estudiar la variación genética y morfológica, con el objetivo de dirigir el conocimiento hacia aspectos filogenéticos, biogeográficos y taxonómicos, que nos permitan conocer la biodiversidad en la península. El objetivo de este trabajo es integrar la información obtenida de los análisis de la variación morfológica y genética de las poblaciones de *Thomomys bottae* distribuidas en la península de Baja California para poder inferir las relaciones filogenéticas, distribución de sus linajes y la estructura poblacional de la especie, así como corroborar la validez taxonómica de las diferentes subespecies. Para lograr este objetivo el trabajo está dividido en dos partes, la primera se relaciona con seis subespecies (*T. b. anitae*, *T. b. alticolus*, *T. b. magdalene*, *T. b. russeolus*, *T. b. imitabilis*, *T. b. incomptus*, y *T. b. litoris*), distribuidas en la parte sur de la península, principalmente en las tierras bajas, de las que se analizó la variación morfológica y genética de ejemplares colectados en 42 localidades ubicadas desde Guerrero Negro hasta la región del Cabo en el estado de Baja California Sur. La evaluación de la variación morfológica se realizó con caracteres craneales, y de coloración, para el análisis de la variación genética se utilizaron fragmentos de 500pb del gen mitocondrial Citocromo *b*. Con base en los resultados de los análisis de variación se demuestra lo siguiente 1) Existe una distribución continua de las subespecies presentes en las tierras bajas. 2) Se encontraron diferencias genéticas y morfológicas entre las poblaciones. 3) Existe una elevada variabilidad a nivel intrapoblacional. 4) Se presentan dos grupos bien definidos, el primero corresponde a las poblaciones de cinco subespecies localizadas al sur de Guerrero Negro, y el segundo a las poblaciones de Guerrero Negro. 5) Se reconocen dos subespecies taxonómicas con base en la evaluación de caracteres morfológicos y genéticos reduciendo el número de unidades subespecíficas a dos *T. b. anitae* y *T. b. russeolus*. La segunda parte de este estudio está enfocada a analizar la estructura genética y filogeográfica que presentan las tuzas distribuidas en la península de Baja California. Con base en los estudios filogeográficos con otras especies de vertebrados se ha demostrado que los eventos geológicos ocurridos en la península son un factor determinante en la división de especies. Un claro ejemplo es la existencia de dos grupos monofiléticos asociados a dos diferentes áreas geográficas que dividen en norte y sur la distribución de algunas especies de vertebrados. Esta división tiene su origen en una interrupción del flujo genético en la parte media de la península. Se ha hipotetizado que

este rompimiento del flujo genético esta altamente correlacionada con una barrera geográfica (evento vicariante) asociada a una transgresión marina que ocurrió hace 1.0 Ma. Con la finalidad de identificar si los eventos de vicarianza ocurridos en la península afectaron la distribución de los linajes de *T. bottae*. Se analizó la estructura genética y las relaciones filogenéticas de las poblaciones de esta especie en la península de Baja California. Se emplearon 174 ejemplares de 27 localidades incluyendo el sur de Estados Unidos. Los análisis se llevaron a cabo a partir de 500pb del gen mitocondrial Citocromo *b*. Se empleo un análisis de varianza molecular y se realizaron inferencias filogenéticas. Con total de 127 haplotipos se construyeron redes de haplotipos. Los resultados filogenéticos demuestran la existencia de cuatro grupos asociados al mismo número de zonas geográficas. El primero se localiza incluye a las poblaciones del sur de los Estados Unidos. El segundo incluye desde el límite sur de Estados Unidos (frontera con México) y norte de la península. El tercero la parte media principalmente a las poblaciones distribuidas en la región conocida como el desierto de Vizcaino, y el último que incluye a la región desde el sur de la Laguna de San Ignacio hasta la región del Cabo. Se demuestra que existe una compleja estructura poblacional producto de una dinámica de contracción y expansión en las poblaciones. Se observan interrupciones del flujo genético coinciden con las reportadas para otros vertebrados en la parte media de la península, y se encuentran asociados a grupos monofiléticos. Sin embargo, y debido a que la coalescencia de *T. bottae* (471, 307 años) es más reciente que los eventos de vicarianza. Los factores que pueden estar afectando la estructura genética y filogeográfica de *T. bottae* pueden ser producto de: 1) La interrupción del flujo genético relacionada con factores asociados a los cambios climáticos ocurridos en el Pleistoceno. 2) El aislamiento por distancia, y 3) La existencia de un hábitat no óptimo para la especie en la parte media de la península que limita la capacidad de dispersión de la especie a esta zona. De acuerdo con los datos obtenidos en este estudio y basados en los estudios de variación morfométrica y genética de la especie en el sur de la península se reconocen cuatro unidades subespecíficas en toda la península, *T. b. altivallis*, *T. b. nigricans*, *T. b. russeolus*, y *T. b. anitae*.

Palabras clave: *Thomomys bottae*, Baja California, variación morfológica, filogeografía, coalescencia

## ABSTRACT

The physiographic attributes and geologic history of the peninsula of Baja California have affected the distribution of its flora and fauna throughout time. The Peninsula has a high number of endemic species of vertebrates. Among the mammals 24 % of species and approximately 67 % of subspecies are endemic. Pocket gophers, *Thomomys bottae* (Eydoux and Gervais 1936), have the capacity to adapt to a wide range of conditions, and their populations contain a high level of genetic and morphological variation (phenotypic plasticity). There are 27 recognized subspecies for the peninsula. "Tuzas" (pocket gophers) construct underground burrows and therefore have a strong relationship with their substrate, also have low dispersal rates, and estimates of the coalescence times of Baja *Thomomys* populations are very recent. This species is a suitable model to study genetic and morphological variation, and analyzing aspects of its phylogenetics, biogeography and taxonomy, allows us to better understand the biodiversity in the peninsula. The principal aim is to perform an integrative analysis of morphological and genetic variation of *Thomomys bottae* populations from the peninsula of Baja California. In this study I infer the phylogenetic relationships, lineages distributions, and population genetic structure of *T. bottae*, and test the taxonomic validity of the different subspecies. In order to achieve this objective. I separated my work in two primary parts. The first part deals with analyzing the morphological and genetic variation of six subspecies (*T. b. anitae*, *T. b. alticolus*, *T. b. magdalene*, *T. b. russeolus*, *T. b. imitabilis*, *T. b. incomptus*, and *T. b. litoris*), that are primarily lowland forms distributed in the southern portion of the peninsula. I collected tuzas from 42 localities located from Guerrero Negro to the Cape Region in the state of Baja California Sur. I analyzed morphological variation using cranial characters and coloration, and analyzed genetic variation using a 500 bp portion of the mitochondrial gene cytochrome b. The results of these analyses showed: 1) A continuous distribution of the *Thomomys* subspecies in lowlands. 2) intrapopulation genetic and morphological differences. 3) Two genetic groups, the first includes the populations of five of the subspecies located to the south of Guerrero Negro, and the second are the populations of Guerrero Negro. 4) Two taxonomic subspecies are recognized based on the evaluation of morphological characters and genetic analysis, *T. b. anitae* and *T. b. russeolus*. The second part focused on the phylogeographic structure of pocket gophers on the peninsula of Baja California. Several studies of other species of vertebrates have demonstrated that geologic events in the peninsula are responsible for separating species. An example is in the middle part of the peninsula where historical disruption of gene flow has created species breaks resulting in monophyletic groups north and south of this origin. It has been hypothesized that breaks in gene flow are highly correlated with geographic barriers (vicariant events), such as the marine transgression that happened 1.0 Ma. My intention is to identify the historical vicariant events in the peninsula that affected the distribution of lineages of *T. bottae*. I analyzed the genetic structure and the phylogenetic relationships of *Thomomys* populations from across the peninsula of Baja California. I sequenced 500 bp of the mitochondrial gene cytochrome b of 174 samples from 27 localities including populations in the southern United States. The sequences were analyzed using analysis of molecular variance and phylogenetic inference. The phylogenetic results showed four associated groups, the same as the number of geographic zones. The first includes populations from the southern United

States. The second includes the southern limit of the United States (border with Mexico) and the northern portion of the peninsula. The third occurs in the middle part of the peninsula including populations in the well-known desert of Vizcaino region. The last genetic group includes populations from south of the Laguna de San Ignacio to the Cape Region. Interruptions in gene flow observed here agree with the ones reported for other vertebrates in the middle part of the peninsula, and do form monophyletic groups. However, the coalescence time of *T. bottae* is much more recent (471 to 307 thousand years) than the vicariant event that disrupted other species. The factors that may affect the genetic and phylogeographic structure of *T. bottae* may be a product of: 1) The interruption of the gene flow related to recent climatic changes in the Pleistocene. 2) Isolation by distance, and 3) The existence of a non-optimal habitat for the species in the middle part of the peninsula that limits the capacity of dispersion of the species in this zone. In agreement with the data collected in this study and based on the studies of morphometric and genetic variation of populations in the southern portion of the peninsula four units are recognized on the Baja California peninsula, *T. b. altivallis*, *T. b. nigricans*, *T. b. russeolus*, and *T. b. anitae*

Keywords: *Thomomys bottae*, Baja California, morphological variation, genetic variation

## I

### Introducción General

Los atributos fisiográficos y la historia geológica que tiene la península de Baja California han afectado la distribución de la flora y fauna presente a lo largo del tiempo (Hafner y Riddle, 1997; Riddle *et al.*, 2000). Estudios filogeográficos en diversos vertebrados han concluido que la historia evolutiva de Baja California ha sido independiente del Desierto de Sonora, y que el desierto peninsular posee una historia evolutiva *sui generis* (Álvarez-Castañeda *et al.*, 1995; Riddle *et al.*, 2000).

La península de Baja California esta caracterizada por un gran número de especies endémicas de plantas (Wiggings, 1980; Roberts, 1989), invertebrados (Williams, 1984), reptiles (Murphy, 1983; Grismer, 1994) y mamíferos (Huey, 1964; Álvarez-Castañeda y Patton, 1999, 2000). Se estima que el grupo de mamíferos tiene aproximadamente un 24% de formas endémicas al nivel de especie y 67% a nivel subespecie. Entre los mamíferos presentes en la península, *Thomomys bottae* (Eydoux y Gervais 1936) es la especie que tiene el mayor número de subespecies registradas para la península (Ramírez-Pulido *et al.*, 2005), aunque ninguna se encuentra en alguna categoría de protección especial, a pesar de que muchas de ellas tienen distribución muy restringida.

El uso de subespecies como una forma de identificar variantes geográficas ha sido una discusión histórica (Brown y Wilson, 1954; Fjedsa, 1985). Algunos estudios se han centrado en definir las categorías infraespecíficas que reflejen las relaciones genéticas y que muestren grupos de poblaciones con atributos diagnósticos, buscando que las unidades infraespecíficas

puedan ser definibles en los mismos términos de una especie evolutiva o filogenética (Patton, 1990). Actualmente con el uso de la genética y el desarrollo de técnicas importantes como la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) se han aceptado y descartado un gran número de entidades taxonómicas. En diversos estudios de filogenia y sistemática en mamíferos se ha empleado con éxito isoenzimas, cromosomas y del ácido desoxiribunucleico mitocondrial (DNAm), utilizando, principalmente el gen citocromo b (Bradley y Baker, 2001; Patton y Digman, 1968; Smith y Patton, 1980; Smith y Patton, 1988).

Una de las propiedades relevantes del DNAm es que no presenta una recombinación, lo cual significa que las crías pueden tener exactamente el mismo genoma mitocondrial de la madre, i.e. se transmite el mismo haplotipo de madre a hijos (Avice, 1994). Esto significa que los linajes mitocondriales pueden establecerse con mayor facilidad que los linajes nucleares. La manera de transmisión del DNAm nos permite seguir un linaje en tiempo y espacio, por lo cual es el marcador ideal en estudios de filogeografía (Freeland, 2005).

El citocromo b ha sido el marcador más utilizado para examinar las relaciones entre los mamíferos, en particular para varias especies de los géneros *Orthogeomys*, *Cratogeomys* y *Thomomys* de la familia Geomyidae (Patton y Smith, 1990; De Walt, 1993; Jolley *et al.*, 2000; Álvarez-Castañeda y Patton 2004). Actualmente los estudios que plantean estrategias para conservar la biodiversidad son numerosos. Sin embargo ¿Qué constituye y quién conforma esa biodiversidad es una pregunta básica en el campo de la biología. La Sistemática es una de las disciplinas científicas fundamentales para el estudio de la biodiversidad. Dicha ciencia esta dedicada al análisis comparativo de los organismos incluyendo su descripción, distribución y relaciones filogenéticas. Por otra parte, es

importante que una vez que se describan las probables filogenias de una especie, el análisis de la distribución de los linajes encontrados tiene un especial interés; así entonces, la filogeografía ayuda a inferir la distribución histórica de los linajes (Avice 2000).

Asumiendo la neutralidad, la subsiguiente difusión de cada nueva mutación puede ser influida por dispersión, tamaño poblacional selección natural y otros procesos que pueden ser deducidos desde las distribuciones actuales de esas mutaciones y determinando, el ancestro común más reciente (MRCA , por sus siglas en inglés More Recent Common Ancestor,). Un MRCA puede ser identificado usando los métodos de coalescencia. El concepto de coalescencia esta basado en cálculos matemáticos, y describe la genealogía de genes neutrales de una manera retrospectiva en el tiempo (Templeton, 2001). Una forma de representar la coalescencia es a partir de árboles, cuyas ramificaciones representan los haplotipos, sin embargo, cuando es detectada una enorme cantidad estos el número de ramificaciones aumenta, y esto dificulta el análisis, por lo que la forma más común de analizar la coalescencia es a partir de redes de haplotipos (Avice, 1994; Templeton, 2001).

A diferencia de los árboles filogenéticos, las redes de haplotipos pueden reconstruir las genealogías a partir de una pequeña variación y, permiten la visualización directa de haplotipos ancestrales y descendientes, además desde un nivel conoespecífico permite detectar la recombinación e hibridación (Templeton, 2001). Hay diferentes maneras de construir las redes, un método muy común son los métodos de distancia cuyo objetivo es el de minimizar las distancias (número de mutaciones) entre haplotipos (Posada y Crandall, 2001). El método más reconocido es la inferencia de la Red Estadísticamente más Parsimoniosa. Una red estadísticamente parsimoniosa liga los haplotipos a través de una serie de pasos evolutivos, y

tiene una confianza estadística a una alfa de 0.05, esto significa que el número máximo de pares de bases diferentes entre haplotipos pueden ser atribuidas a series de una mutación por cada sitio (Clement, *et al.*, 2000). Este número está referido como el límite más parsimonioso. Las predicciones que pueden realizarse con una red parsimoniosa son:

A) Los haplotipos reconocidos como los más viejos son los que se presentan con más frecuencia o son los más comunes. B) Los alelos más viejos se encuentran al centro de la red mientras que los más recientes en la periferia. C) Los haplotipos con mayor número de conexiones representan los alelos más viejos. D) Los alelos más viejos tienen un amplio intervalo de distribución. E) Los haplotipos que presentan una sola conexión son haplotipos de la misma población, ya que han tenido una evolución relativamente reciente y aún no ha ocurrido la dispersión de esos haplotipos (Posada y Crandall, 2001).

Es desde luego en el marco de estas disciplinas y herramientas donde se canaliza las bases para este trabajo teniendo como unidad de estudio a la especie de tuza *Thomomys bottae*.

*Thomomys bottae* es una especie adaptada a una amplia gama de condiciones (Savage, 1979), como consecuencia, las poblaciones exhiben un alto nivel de variación geográfica, en términos de caracteres morfológicos y genéticos (Smith, 1988). Sin embargo, en la actualidad se requiere de la integración del conocimiento genético y morfológico, que nos permita dirigir el conocimiento hacia aspectos filogenéticos, biogeográficos y taxonómicos.

*Thomomys bottae* (Eydoux y Gervais, 1836).

### **Clasificación**

Orden Rodentia,

Familia Geomydae

Subfamilia Geominae

Tribu Thomomyini

Género *Thomomys*

Especie *Thomomys bottae*

**Taxonomía.** *Thomomys bottae* pertenece al complejo de especies determinado como *Thomomys bottae-umbrinus*. El complejo ha tenido muchos cambios en su taxonomía a través del tiempo (Hoffmeister, 1956; Hall y Kelson, 1959; Patton y Dingman, 1968; Patton, 1973; Hall, 1981; Hoffmeister, 1986; Smith y Patton, 1988). Antes de la publicación de los Mamíferos de Norteamérica (Hall y Kelson, 1959), el complejo *bottae-umbrinus* incluía más de 40 especies diferentes, reduciendo el complejo a cuatro especies *T. baileyi*, *T. townsendii*, *T. umbrinus*, y *T. bottae* (Hall y Kelson, 1959). En una revisión más reciente de los Mamíferos de Norteamérica (Hall, 1981) se propusieron nuevos cambios en el complejo *bottae-umbrinus* destacando la consideración de *T. bottae* como sinónimo de *T. umbrinus* (Hall 1981). Posteriormente *T. bottae* es considerada nuevamente como una especie válida y diferente de *T. umbrinus*; la validez se basa principalmente en la presencia de híbridos donde se limita la generación F1 en la zona de contacto entre las dos especies (Patton *et al.*, 1972; Patton, 1973), y en la diferencia en el número cromosómico (Patton y Dingman, 1968). Con

base en estos criterios genéticos, se considera a *T. umbrinus* y *T. bottae* como especies diferentes.

**Distribución.** *Thomomys bottae* se distribuye desde el sur de Oregon en los Estados Unidos hasta el sur de la Península de Baja California, y desde la costa oeste hasta el medio este, que incluye el desierto de la gran depresión (Great Basin), las partes altas de las montañas rocallosas, hacia el sur e interior de los desiertos y de las montañas que se encuentra en los estados de Sonora, Sinaloa, Chihuahua, Coahuila y Nuevo León (Patton, 1999). La distribución esta estrechamente relacionada con el tipo de suelo, debido a sus hábitos fosoriales. Se tienen registradas 27 subespecies para la península de Baja California (Hall, 1981).

En la Península de Baja California la distribución de *T. bottae* se restringe a la parte oeste de la península, y en particular para el estado de Baja California Sur, la especie esta restringida a la vertiente del Océano Pacífico y se encuentra representada por siete subespecies descritas a finales del siglo pasado (Fig. 1). *T. b. anitae* (J. A. Allen, 1898), *T. b. alticolus* (J. A. Allen, 1899) *T. b. magdalene* (Nelson y Goldman, 1909), *T. b. russeolus* (Nelson y Goldman, 1909), *T. b. imitabilis*, (Goldman, 1939), *T. b. incomptus* (Goldman, 1939), y *T. b. litoris*, (Burt, 1940). Sin embargo la subespecie *T. b. anitae* presenta una distribución que incluye la vertiente del Golfo de California y *T. b. alticolus*, esta restringida a la parte alta de Baja California Sur en la Sierra de la Laguna, así mismo la subespecie *T. b. magdalene* se encuentra restringida a la isla Magdalena en el Océano Pacífico (Fig. 1).

En el estado de Baja California se distribuyen 20 subespecies localizadas en la parte central de la península en ambas vertientes *T. b. homorus* (Huey, 1949), *T. b. borjasensis*

(Huey, 1945), *T. b. rizophagus* (Huey, 1949), *T. b. cactophilus* (Huey, 1929), *T. b. ruricola* (Huey, 1949), *T. b. catavinensis* (Huey, 1931), *T. b. brazierhowelli* (Huey, 1960), y *T. b. abboti* (Huey, 1928), la zona serrana del estado esta representada por las subespecies *T. b. juarezensis* (Huey, 1945), *T. b. martirensis* (Allen, 1898), *T. b. jojobae* (Huey, 1945), *T. b. nigricans* (Rhoads, 1895), y *T. b. lucidus* (Hall, 1932); en los valles se encuentra *T. b. xerophilus* (Huey, 1945), *T. b. cunicularis* (Huey, 1945), y *T. b. siccovallis* (Huey, 1945); en la parte norte del estado abarcando el estado de California y la vertiente del Pacifico encontramos a las subespecies *T. b. bottae* (Eydoux y Gervais, 1936), *T. b. aprhastus* (Elliot, 1903), y *T. b. proximarius* (Huey, 1945). La distribución de una subespecie incluye el estado de Sonora en su porción Noroeste *T. b. albatrus* (Grinnell, 1912).

**Biología.** Las tuzas requieren construir sus madrigueras en suelos suaves y bien drenados (Reichman *et al.*, 1982; Williams, 1984), por lo que el hábitat limita muchos de los aspectos de la ecología de la especie y estructura de la población. Las poblaciones de *T. bottae* se caracterizan por poseer diferencias muy marcadas en la morfología (talla de cuerpo, grado de dimorfismo sexual, color del pelaje), genética (morfología en cromosomas, variación en isoenzima) y ecológicas (tipo de hábitat, diversidad).

Existe un dimorfismo sexual muy marcado entre las tuzas del genero *Thomomys*. La diferencia en el crecimiento y desarrollo de los organismos depende de la calidad de hábitat en el que se encuentren (Patton y Smith, 1990). La competencia entre machos por hembras sexualmente activas es muy elevada, el número de crías por camada es variable aunque se reporta una moda de 4-5 crías, y el número máximo de crías es 10 (Wilson y Ruff, 1999).

Se ha reportado que los machos tienen un ámbito hogareño mayor que las hembras, Jones y Braxter (2004) mencionan que en los estudios realizados para 60 hembras el área de actividad es de  $390\text{m}^2$ , mientras que para 36 machos es de  $810\text{ m}^2$ .

*Thomomys bottae* es considerada como plaga en campos agrícolas de la península, principalmente en las zonas de cultivos de alfalfa. Sin embargo, para el estado de Baja California se han reportado en diversos cultivos como los de ajo, chile, calabaza y naranja (Trujano, 2003).

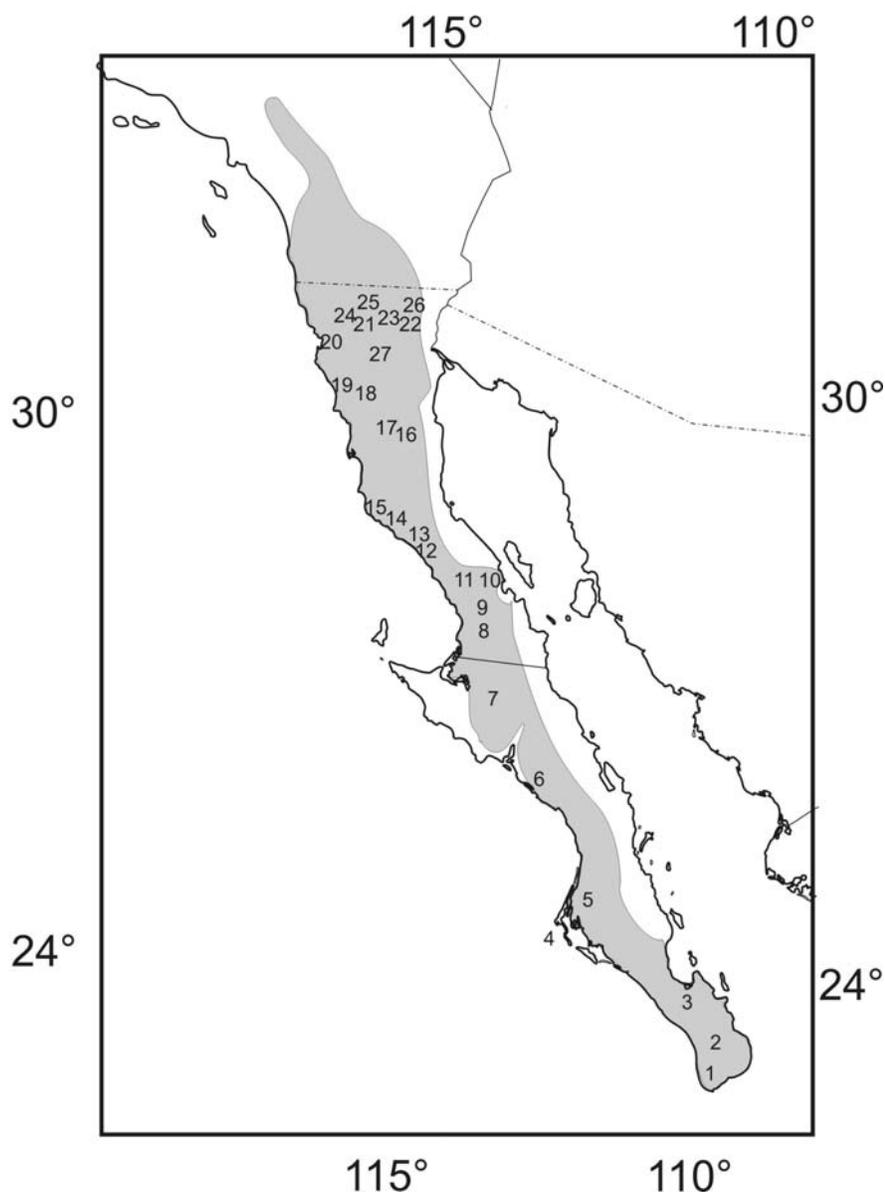


Figura 1. Actual distribución de las subespecies de *T. bottae* en la península de Baja California. Subespecies presentes en La Península de Baja California. 1. *T. b. anitae*, 2. *T. b. alticolus*, 3. *T. b. imitabilis*, 4. *T. b. magdalanae*, 5. *T. b. litoris*, 6. *T. b. incomptus*, 7. *T. b. russeolus*, 8. *T. b. humorus*, 9. *T. b. borjasensis*, 10. *T. b. rizophagus*, 11. *T. b. cactophilus*, 12. *T. b. ruricola*, 13. *T. b. catavinensis*, 14. *T. b. brazierhowelli*, 15. *T. b. abboti*, 16. *T. b. siccovallis*, 17. *T. b. martirensis*, 18. *T. b. aphrastus*, 19. *T. b. proximarius*, 20. *T. b. bottae*, 21. *T. b. nigricans*, 22. *T. b. lucidus*, 23. *T. b. albatrus*, 24. *T. b. jobobae*, 25. *T. b. juarezensis*, 26. *T. b. cunicularis*, y 27. *T. b. xerophilus*.

## II

### Hipótesis de trabajo

A partir de estudios filogeográficos de la península de Baja California, se ha inferido una historia geológica que se relaciona con la distribución de la biota. En el caso de las tuzas de la especie *Thomomys bottae* con características particulares como una alta plasticidad fenotípica, distribución asociada al tipo de suelo, dispersión limitada, tiempo de coalescencia que muestra historia reciente en la península y baja diversidad genética, se planteó como hipótesis que la estructura filogeográfica de *Thomomys bottae* indica (1) la presencia de dos o más grupos monofiléticos y estos tienen una correspondencia geográfica, (2) que el flujo genético dentro de los grupos es alto, más en cambio es muy limitado entre grupos y (3) que la variación morfológica probablemente es respuesta a factores ambientales más que de la historia evolutiva de la especie.

### III

#### **Objetivo General**

Integrar la información obtenida del análisis de la variación morfológica y genética de las poblaciones de *Thomomys bottae* distribuidas en la península de Baja California para poder inferir las relaciones filogenéticas, distribución de sus linajes y la estructura poblacional de la especie, así como corroborar la validez taxonómica de las diferentes subespecies reconocidas en la actualidad para la unidad específica *T. bottae*.

#### **Objetivos particulares**

Para poder lograr el objetivo general los objetivos particulares se han diferenciado en dos partes, la primera incluye los objetivos propuestos para el estudio de las poblaciones localizadas únicamente en la región sur de la península y los consiguientes están enfocados a la totalidad de las poblaciones distribuidas en la península, los cuales son:

Determinar la variación morfológica y genética entre las poblaciones de *Thomomys bottae* distribuidas en Baja California Sur.

Inferir las relaciones filogenéticas de las poblaciones de *Thomomys bottae* en Baja California Sur.

Corroborar la validez taxonómica de las subespecies de *Thomomys bottae* distribuidas en Baja California Sur.

Inferir las relaciones filogenéticas existentes entre las poblaciones de la especie *Thomomys bottae* en la Península de Baja California.

Analizar la estructura genética de las poblaciones de *Thomomys bottae* en la Península de Baja California

Evaluar la estructura genética de *Thomomys bottae* en la Península de Baja California.

Identificar si los efectos vicariantes generados por los procesos geológicos que ha sufrido la península han afectado la estructura genética de *Thomomys bottae*.

Reconocer la validez taxonómica de las unidades infraespecíficas de *Thomomys bottae* distribuidas en la Península de Baja California.

## IV

### VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LAS POBLACIONES DE *THOMOMYS BOTTAE* DE LAS TIERRAS BAJAS DE BAJA CALIFORNIA SUR: IMPLICACIONES EN LA TAXONOMÍA DE LA ESPECIE

#### Introducción

Los estudios de variación morfológica han tenido dos enfoques principales, por una parte están las cuestiones prácticas en la definición del grado de divergencia y semejanza entre taxa, y por el otro, los estudios encaminados a comprender los procesos de divergencia, adaptación y evolución de las especies (Santos-Moreno y Hortelano-Moncada, 1997). Los dos tipos de variación morfológica que se consideran son: La intrapoblacional, que se refiere a las diferencias observadas entre los miembros de la misma población (e.g. Dimorfismo sexual secundario, variación ontogenética, variación individual, etc.), y la variación geográfica, que comprende las diferencias observables entre los miembros de distintas poblaciones (Mayr, 1963).

Históricamente las subespecies fueron reconocidas con base en las variaciones morfológicas las cuales resultan de una subdivisión geográfica o temporal dentro del área de distribución de una especie. Sin embargo, la distinción taxonómica por debajo de especie frecuentemente ha tenido grandes controversias (Mayr, 1982; Pakes, 1982). En la actualidad esta unidad taxonómica esta siendo nuevamente considerada, principalmente en las listas de conservación de la fauna silvestre (Ryder, 1986, Ramírez-Pulido, *et al.*, 2005). Para el caso particular de las tuzas Patton y Smith (1990) consideran que una subespecie es aquella

población que presenta similitud genética y que tiene características en la forma del cráneo que permiten su diferenciación, de esta manera los límites entre las subespecies están determinados por diferencias en morfología craneal y cambios fuertes en la variación morfológica clinal. Lidicker (1962), sugiere que una subespecie tiene homogeneidad, genética, y geográfica. Hasta los estudios realizados durante el transcurso de la primera mitad del siglo pasado se había exagerado en la nominación de subespecies para el género *Thomomys*, de esta manera en la península de Baja California se ha considerado la presencia de 27 subespecies, muchas de ellas sólo conocidas de la localidad tipo y sin una supuesta conexión geográfica entre las mismas. La mayoría de las subespecies descritas y actualmente consideradas válidas, fueron propuestas con base en el análisis de muy pocos ejemplares recolectados en localidades tipo y en muchos casos estos ejemplares son juveniles (Patton, 1999). Por lo anterior, es imperativo realizar una revisión sistemática de las subespecies de *Thomomys bottae*.

*Thomomys bottae* en Baja California Sur ocurre en un intervalo altitudinal menor a los 2200 msnm, y se le encuentra principalmente en la vertiente del Pacífico por debajo de los 220 msnm, con excepción de una población que se encuentra en altitudes mayores, ubicadas en La Sierra de La Laguna (Hall, 198; Ríos, 2007). Hasta la fecha sólo se tiene registrada una subespecie insular *T. b. magdalanae*, cuya distribución se limita a la Isla Magdalena, localizada en el Océano Pacífico. Las recolectas que se han realizado en la esta isla nos permiten suponer que el tamaño de la población es muy reducido y restringida a la zona noroeste de la isla, en la vertiente del Océano Pacífico. En la actualidad, se considera como

parte de la misma subespecie a las poblaciones que se encuentran cerca de Bahía Magdalena (Trujano-Alvarez y Álvarez Castañeda 2007).

Las tierras bajas de Baja California Sur tienen características muy similares en fisiografía, suelo y vegetación, pero los datos actuales (Patton, 1999) consideran a cada población como un taxón aislado. Seis subespecies *T. b. anitae*, *T. b. imitabilis*, *T. b. litoris*, *T. b. magdalene*, *T. b. incomptus* y *T. b. russeolus*, son reconocidas para el área (Patton, 1999; Ramírez-Pulido *et al.*, 2005); los estudios genéticos de estas poblaciones demostraron una monofilia de todas las poblaciones en una área de aproximadamente 600 km de longitud, que abarca desde la región del cabo en la parte sur de la península hasta la zona de San Ignacio en el norte (Álvarez-Castañeda y Patton, 2004).

La conjunción de estudios morfológicos y genéticos en la mayoría de los casos pretende discernir entre la identificación de un individuo como perteneciente a una o a otra especie, unidad biológica identificada como válida en estudios ecológicos, genéticos, etc. Sin embargo, un aspecto importante en el estudio de la variación, es el reconocimiento de las entidades taxonómicas llamadas subespecies. En mamíferos y en particular el Orden Rodentia se encuentra una gran variedad de éstas, reconocidas por las diferencias morfológicas principalmente relacionadas con las presiones que el ambiente ejerce sobre los organismos, así se pueden encontrar una enorme diversidad de formas y tamaños en una misma especie

A pesar de que históricamente las subespecies han sido reconocidas con base en la variación morfológica, la cual resulta de una subdivisión geográfica o temporal dentro del área de distribución de las especies, las subespecies frecuentemente son la base biológica de

unidades taxonómicas, las cuales son incorporadas en los listados de conservación (Ryder, 1986). Las Unidades Significativas Evolutivas (ESU) identifican una porción geográficamente discreta de poblaciones aisladas (Ryder, 1986). En la península de Baja California se han registrado 27 subespecies nominales de *T. bottae* debido a que sus poblaciones exhiben un alto nivel de variación geográfica y morfológica (Hall, 1981). Sin embargo existen propuestas de reducción de las unidades subespecíficas en esta especie (Patton, 1999) y se ha demostrado que existe una similitud en características morfológicas (Trujano, 2003), por lo que se pretende evaluar la validez de las diferentes especies bajo esta condición, partiendo de la hipótesis de la existencia de una continuidad en el flujo genético de las poblaciones localizadas en un hábitat continuo con una extensión de 600 km (Álvarez-Castañeda y Patton, 2004).

### **Área de estudio**

El área de estudio abarca cuatro grados de latitud Norte ( $23^{\circ}$  -  $27^{\circ}$ ) desde Los Cabos hasta Guerrero Negro, sumando aproximadamente un total de 670 km de longitud. Debido a los requerimientos de *Thomomys bottae*, y a su distribución se considera la división del área por subprovincias (Álvarez-Castañeda *et al.*, 1995, Fig. 2).

Subprovincias bióticas. La determinación de las provincias bióticas, se basa en la fisiografía, vegetación y relación de presencia-ausencia de diferentes especies de animales y vegetales. A continuación se enumeran y describen las subprovincias presentes en Baja California Sur.

1. Tierras bajas de Los Cabos. La provincia puede ser considerada de la zona de Todos Santos, B. C. S. en el Pacífico hasta Punta arena en el Golfo de California, incluyendo la

parte Baja y media de la Sierra de La Laguna, además de las áreas de agua dulce superficial, y desde la planicie costera hasta algunas zonas montañosas, como lo es la Sierra de la Trinidad. La vegetación es principalmente matorral sarcocaulé y selva baja caducifolia.

2. Llanos de Magdalena. Centro oeste del estado de Baja California Sur, desde La Paz hasta la línea entre la Laguna de San Ignacio-Santa Rosalía, incluye la Sierra de la Giganta exceptuando las partes elevadas. La orografía es muy variable, desde áreas planas hasta la Sierra de la Giganta. La vegetación es matorral sarcocaulé, la que presenta en lugares aislados vegetación muy diferente a la del resto de la provincia.

3. Santo Domingo. La planicie costera de la vertiente del Pacífico desde la zona de Todos Santos a la línea entre la Laguna de San Ignacio-Santa Rosalía. Es la planicie costera del Pacífico de Baja California Sur en general es muy plana. La vegetación es matorral sarcocaulé y matorral sarcocaulé de niebla.

4. Desierto de Vizcaíno. La planicie costera del noroeste del estado de Baja California, la vertiente del Pacífico norte, de la línea de la Laguna de San Ignacio-Santa Rosalía por la vertiente del Pacífico hasta antes del Valle de San Quintín. La vegetación se considera como matorral rosetófilo y sarcófilo.

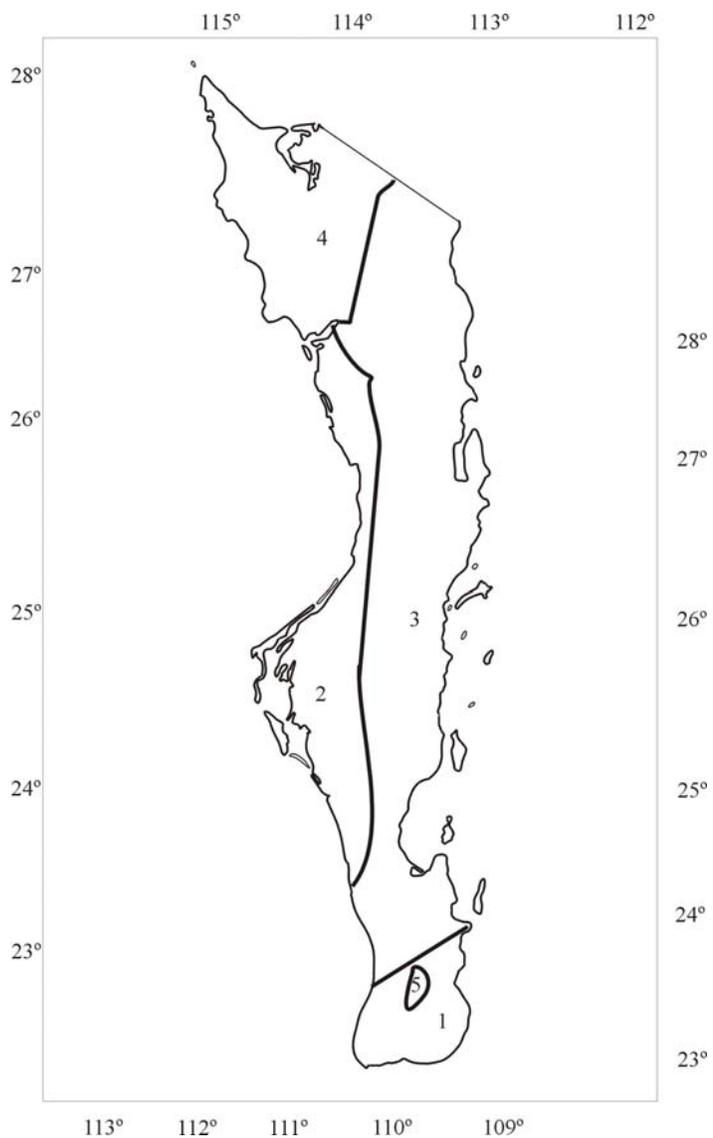


Figura 2. Subprovincias bióticas consideradas para este estudio. 1. Tierras Bajas de los Cabos, 2. Llanos de Magdalena, 3. Santo Domingo, 4. Desierto de Vizcaíno, 5. Sierra de La Laguna (no considerada en este estudio. Subprovincias según Álvarez-Castañeda *et al.*, 1995).

**Suelos.** Los suelos de textura gruesa predominan en las discontinuidades del desierto de Vizcaíno, del Cabo y en menor proporción en los llanos de la Magdalena; los de textura media se extienden sobre la Sierra de la Giganta y en parte de los llanos de la Magdalena y el Desierto de Vizcaíno; y los de textura fina se localizan casi exclusivamente en la zona occidental de la Sierra de La Giganta (INEGI, 1995).

En Baja California Sur los suelos son principalmente xerosoles y yermosoles. Los xerosoles se encuentran distribuidos en la discontinuidad Llanos de Magdalena. En el perfil de estos suelos se diferencian dos horizontes. El primero tiene una coloración pardo grisáceo y el segundo un color pardo muy pálido. Ambos son suelos que en promedio alcanzan 110 cm de profundidad. En los Llanos de la Magdalena es donde tienen su mayor área de cobertura y son moderadamente profundos con alto contenido de calcio y magnesio de textura media.

Los xerosoles se originaron a partir de rocas sedimentarias como las areniscas, en ellos el proceso de calcificación es el predominante. En general su textura es gruesa y tienen una capa superficial color claro, y son pobres en materia orgánica. Actualmente sustentan vegetación natural. El 28% del estado de Baja California Sur esta cubierta por yermosol, éste es un suelo con una capa superficial de color claro igual que los xerosoles, pero con menor contenido de materia orgánica.

Los halomórficos, son suelos donde hay acumulación de sales, como las inmediaciones a lagunas costeras y algunas llanuras de piso rocoso. La unidad se distribuye dentro de la discontinuidad del Desierto de Vizcaíno en las cercanías de la Laguna Ojo de Liebre, las

Salinas de Guerrero Negro y los contornos de la Laguna de San Ignacio. Este tipo de suelo no es adecuado para la distribución de tuzas.

Clima. La área de estudio cuenta con un clima del tipo seco semicálido, con temperatura media de 18-22 °C y con un régimen de lluvias medio ((Bwhs(x) --- INEGI, 1995).

## Material y métodos

**Morfometría craneal.** El análisis morfológico se realizó con ejemplares adultos. La forma de determinar la edad en las tuzas se basó en en la relación del grado de fusión entre los huesos supraoccipital/exoccipital y basioccipital/basisfenoides, de tal forma que se determinó la fusión de huesos en escalas de uno a tres, considerando la escala tres como la máxima fusión para cada sutura. Para el caso de este estudio sólo se consideraron organismos con escalas de 4, 5, 5.5 y 6 lo cual nos infiere que la edad aproximada de cada individuo es de  $9.2 \pm 4.1$  a  $34.0 \pm 4.9$  meses (Daly y Patton, 1986). Los ejemplares fueron agrupados en nueve poblaciones (Apéndice 2, Fig.Ia), la selección de éstas, se realizó con base en los siguientes puntos: (1) recolecta de ejemplares en un mismo hábitat, (2) los ejemplares pertenecen a una misma unidad infraespecífica, y (3) incremento en el número de ejemplares analizados.

Se analizaron un total de 257 ejemplares agrupados en nueve poblaciones de *Thomomys bottae*, colectados en 44 localidades (Apéndice 1; Fig. Ia) ubicadas en Baja California Sur. Los ejemplares recolectados se prepararon según técnicas de taxidermia (Hall, 1981) y se encuentran depositados en la colección de Mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C. (CIB). El análisis morfométrico de cráneo se llevó a cabo con las hembras, ya que su número es mayor que el de los machos. Se consideraron 14 medidas craneales para cada ejemplar (Apéndice 2). Para evaluar la diferenciación morfométrica entre los datos de poblaciones de distintas regiones geográficas se utilizó el programa NTSYS 4.0 (Rohlf, 1997), y se generaron cladogramas a partir del análisis de similitud y disimilitud taxonómica con el Programa SIMNT ( Similarity for

interval data Sneath y Sokal, 1973) . La agrupación se realizó con el método del vecino más cercano (N-Joining), y con el método de promedios aritméticos UPGMA (Unweighted pair-group method of arithmetic average).

**Variación latitudinal.** Para demostrar la variación latitudinal a lo largo del gradiente de distribución de *T. bottae* y eliminar el efecto de talla, que es tan notorio en las tuzas, se siguió el método de Patton y Smith (1990), que consiste en transformar los datos de cada una de las medidas craneales con el logaritmo de base 10. Los datos transformados se utilizaron para realizar un análisis de componentes principales (ACP) y se elaboró una tabla de varianza acumulada. Para facilitar la visualización de la gráfica de los componentes se considero la media y dos veces la desviación estándar. A los resultados obtenidos de los dos primeros componentes (CPI y CPII) se les realizó un análisis de varianza ANOVA de una vía ( $P < 0.01$ ) con la finalidad de detectar variación entre poblaciones adyacentes, así mismo se efectuó las prueba posterior de Duncan, para evaluar las diferencias entre talla y forma craneal para los grupos de las localidades colectadas. Para evaluar la variación de las poblaciones a escala latitudinal. Todos los análisis se realizaron con el programa Statistica, ver. 5.0; StatSoft, Inc., Tulsa Oklahoma . Los resultados de la prueba estadística de ANOVA se muestran en un diagrama señalando las diferencias significativas entre poblaciones y su ubicación en la zona de estudio.

**Coloración.** La coloración de los ejemplares se determinó con la ayuda de las Claves Munsell (1975) para suelos, dichas claves consideran: 1. Matiz de color, que indica la relación entre el rojo, el amarillo, verde, azul y morado. 2. Valor, evalúa la claridad de color,

y 3. Croma, se refiere a la fuerza (de un color neutro a un color claro). Se consideraron cuatro áreas somáticas en los ejemplares examinados, estas fueron: lateral, trasera, ventral y dorsal, a cada zona se le asignó la clave que corresponde a los colores de Munsell, obteniendo así una base de datos conformada por nueve caracteres para cada individuo (Carraway y Verts, 2002). Se empleó la estadística descriptiva para identificar los colores más frecuentes (moda), así mismo, los datos fueron analizados a partir de matrices de similitud con el programa SIMNT (NTSYS 4.0). Las diferencias fueron expresadas a partir de un análisis de agrupamiento con el método de Vecino más cercano (N-Join) basado en Saitou y Nei (1987) con el programa NTSYS 4.0.

**Genéticos.** Mediante dos métodos diferentes se extrajo el DNA mitocondrial del hígado de 127 ejemplares de *Thomomys bottae*. A) Se utilizó un paquete de extracción (Qiagen Inc.), y B) chelex al 5%, la incubación se realizó a 55 grados por 20 minutos, posteriormente se llevo a baño María a 100 grados, por 10 minutos, y se centrifugó por 5 minutos a 14000 rpm. Se amplificaron 500 pb del gen que codifica para el Citocromo b, comenzando con el codón de inicio ATG, a partir de la técnica de PCR reacción en cadena de la Polimerasa (Avisé, 1994). Los oligonucleótidos utilizados fueron MVZ05/MVZ16 ó MVZ69/MVZ16 (Smith, 1998). Las condiciones en las que se desarrolló la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) para amplificar el fragmento de DNAm<sub>t</sub> son las siguientes: 12.5 µl de templado, 4.4 µl de ddH<sub>2</sub>O, 2.5 µl de cada uno de los iniciadores a una concentración de 10µM, 0.474 µl de dNTPs a concentración de 0.4 µM, 0.5 µl de MgCl<sub>2</sub> a concentración de 3mM, 0.300 µl de la enzima Taq polimerasa, y 1x de buffer Taq para contra con un volumen de muestra final de 25.5 µl. Las condiciones de amplificación fueron

tres minutos de desnaturalización, 94 °C seguidos de 37 ciclos de desnaturalización a 94 °C por 45 segundos, 60 segundos de alineación a 50 °C y 60 segundos de extensión a 72 °C.

La purificación de la cadena de DNA se llevó a cabo con el paquete de purificación QIAquick PCR Purification kit (Qiagen). Los productos fueron secuenciados con los iniciadores MVZ05 o MVZ69 usando dRhodamine dye terminator kit, o Big Dye 3 como terminador. La secuenciación se llevó al cabo con un secuenciador tipo ABI PRISM (Applied Biosystem Inc.). La alineación de las secuencias se realizó con el programa Sequencher ver 3.1 (Gene Codes Corp Ann Arbor, MI).

**Análisis de secuencias.** En primer término se amplificó un fragmento de 500pb del gen citocromo b y posteriormente se seleccionaron sólo 9 secuencias representativas para secuenciar 1140pb y comparar con los análisis morfológicos. Para obtener los haplotipos únicos de los 127 ejemplares secuenciados, se utilizó el programa Collapse ver1.1 (<http://darwin.uvigo.es>). El análisis de secuencias se realizó con el criterio de Máxima Parsimonia (MP), Máxima Verosimilitud (ML por sus siglas en Inglés Maximum Likelihood) y distancias genéticas --- (PAUP 4.0b10, Swofford, 2001). En todos los análisis se utilizó a la subespecie *Thomomys bottae bottae* como grupo externo, para polarizar los resultados. Para mostrar los árboles generados las múltiples ramas por población fueron sintetizadas en una sola rama representativa.

Para el análisis de MP, se les dio el mismo peso a todos los caracteres y la búsqueda del árbol óptimo se realizó mediante una búsqueda heurística, con adición aleatoria de secuencias, utilizando 1000 pseudoréplicas. Se generó un consenso con la regla del 50% seleccionada en el programa PAUP 4.0b10. Este análisis también se llevó a cabo con las

secuencias y haplotipos representantes de cada población, estos fueron elegidos con base en la localidad tipo de cada una de las subespecies, exceptuando el caso de *T. b. anitae* donde se seleccionaron cuatro poblaciones incluyendo la localidad tipo

El análisis de ML se realizó con el modelo evolutivo TrN+I+G (Tamura y Nei, 1993) y los parámetros seleccionados fueron los del módulo de información Akaike (AIC) del programa ModelTest versión 3.06 (Posada y Crandall, 1998) El programa se ejecutó con los siguientes parámetros: búsquedas heurística, con adición aleatoria de secuencias, utilizando 1000 pseudoreplicas. Se generó un consenso con la regla del 50% seleccionada en el programa PAUP 4.0b10

Para obtener los niveles de divergencia genética entre los grupos de *Thomomys bottae* se utilizó el índice de Kimura dos-parámetros (K2P, Kimura, 1980). Se utilizó el índice K2P debido a que los artículos previos para la región lo utilizan (Álvarez-Castaneda y Patton, 2004) y es además el índice que se ha tomado como parámetro para la diferenciación de mamíferos a nivel taxonómico (Baker y Bradley 2001).

Se empleó el algoritmo de Tamura y Nei (1993), para calcular la distancia genética, estas distancias se utilizaron para construir un árbol con el método del vecino más cercano N-Join, se implementó una búsqueda heurística con 1000 pseudoreplicas, los nodos fueron evaluados con un análisis de bootstrap.

Se implementaron las inferencias bayesianas usando Mr. Bayes 3.1.1 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003). El modelo empleado para este análisis fue el Hasegawa Khishino Yano +G (Hasegawa *et al.*, 1985) y se seleccionó con el programa Mr Modeltest, Ver. 2.2 (Nylander, 2004). El procedimiento utilizado en el programa Mr Bayes fue el siguiente: se

considero el algoritmo de búsqueda (MCMC) iniciando con un árbol al azar, se consideraron 5000 000 de iteraciones con una replica, realizándose cuatro eventos donde, para cada evento se tomo una muestra por cada 1000 iteraciones, y se eliminaron las primeras diez muestras de cada evento, las muestras restantes se utilizaron para estimar la probabilidad posterior para cada clado. Finalmente se realizo un consenso, con la regla del 50% en el programa PAUP 4.0b10.

Se realizo un análisis de Varianza Molecular para evaluar la variación entre grupos, así como entre las subespecies, así mismo se realizo la prueba de neutralidad de Fu's Fs, la cual detecta desviaciones a la neutralidad debidas a varios factores entre ellos la expansión poblacional, cuellos de botella (Fu, 1997). Ambos análisis se realizaron el programa Arlequin Ver 2.000 (Schneider *et al.*, 2000).

Las comparaciones entre las topologías de los árboles generados con morfología (Índice de similitud NTSYS 2.02), y los datos genéticos (MP y ML PAUP 4.0b10), se realizaron con ejemplares representativos de cada población, para este caso se utilizaron 1140pb de los ejemplares seleccionados. Para la comparación se uso la prueba paramétrica de Kishino-Hasewaga (1989), la cual consiste en comparar las longitudes de las ramas de dos árboles (D), si el valor de  $D < 0$ , los árboles comparados son significativamente distintos; en el caso que  $D = 0$  éstos son iguales. Esta prueba esta implementada en el programa PAUP 4.0b10. Estos resultados se muestran en una tabla con una  $p < 0.01$ .

## Resultados

Las recolectas de *Thomomys bottae* en 42 localidades de las tierras bajas del sur de la península de Baja California nos permiten observar que existe una distribución continua de casi en 600 km de longitud para la especie, el rango geográfico inicia desde la región del Cabo hasta el paralelo 28 por el lado de la vertiente del Pacífico, así como del lado de la vertiente del Golfo, la distribución abarca la parte norte de la Ciudad de La Paz, y algunos cañones en la base de la Sierra de la Giganta. Por tanto la distribución de esta especie es continua y más amplia que lo reportado por la literatura.

La abundancia es diferente en cada zona, ya que en lugares con vegetación nativa es menor, sin embargo en las zonas de cultivos aumenta. En el caso de la subespecie *T. b. magdalенаe* localizada en la Isla Magdalena, se colectó sólo un ejemplar, y la población al parecer esta restringida cerca del estero de la isla.

**Morfometria.** Los resultados obtenidos con el índice de similitud taxonómica se muestran que no existe una diferenciación morfométrica entre las poblaciones de distintas regiones geográficas, por lo que las asociaciones entre las poblaciones no tienen coherencia geográfica (Fig. 3). Sin embargo, se observan dos clados. El primero (A) relaciona a El Triunfo, La Paz, Santiago y Guerrero Negro, mientras que el segundo (B) a Santa Anita, San Carlos, Constitución y Francisco Villa. La población de Todos Santos se observa apartada de los dos grupos formados. En la Tabla 1 se muestra que esta población tiene las máximas diferencias con las otras ocho poblaciones, sin embargo hay una diferencia de 2.14 con la población de San Carlos. Las poblaciones más similares son La Paz y El Triunfo con un 0.18 de diferencia entre ellas.

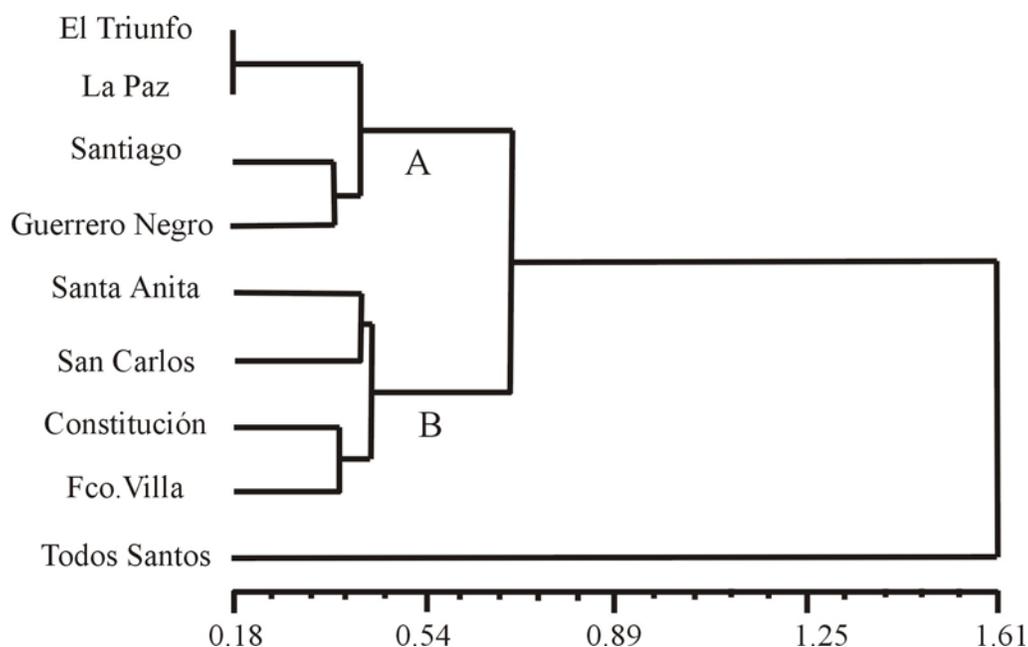


Figura 3. Fenograma con las relaciones entre las poblaciones de *T. bottae* basados en el índice taxonómico. El método de agrupación fue el UPGMA

Tabla. 1. Muestra los resultados del índice taxonómico de similitud para las nueve poblaciones, en negrillas los valores más altos y bajos de diferencia entre poblaciones.

	1	2	3	4	5	6	6	8	9
1 Gro Negro		0							
2 Fco. Villa	0.62		0.00						
3 San Carlos	0.70	0.39		0.00					
4 Constitución	0.38	0.38	0.49		0.00				
5 La Paz	0.47	0.89	1.04	0.67		0.00			
6 El Triunfo	0.45	0.87	1.04	0.67	<b>0.18</b>		0.00		
7 Todos Santos	1.53	1.93	<b>2.14</b>	1.75	1.15	1.12		0.00	
8 Santiago	0.37	0.68	0.77	0.48	0.36	0.39	1.44		0.00
9 Santa Anita	0.53	0.00	0.42	0.40	0.74	0.76	1.83	0.43	0

**Variación latitudinal.** El análisis de Componentes Principales explica que la varianza acumulada para los primeros tres componentes es del 59.44% (Tabla 2), y los cuatro primeros componentes principales tienen eigenvalores superiores a 1.0. Las variables que

aportan una alta variabilidad al CPI según el análisis son la longitud de la diastema (LD) y la longitud occipito-nasal (LO). El CPII esta influenciado por la constricción interorbital (CI) y amplitud rostral (AR, Tabla 2).

Tabla 2. Porcentaje de Varianza total y acumulada obtenidos por el análisis de componentes principales para el análisis latitudinal entre poblaciones de *T. bottae*

	Eigenval	% Var. total	Eigenval	% Var. acumulada
CPI	5.36	41.20	5.36	41.20
CPII	1.31	10.04	6.66	51.24
CPIII	1.07	8.20	7.73	59.44
CPIV	1.00	7.66	8.72	67.10
CPV	0.91	7.00	9.63	74.10

Al analizar el CPI se observa que existe una diferencia significativa entre poblaciones ( $F = 5.13$ ,  $P < 0.05$ ). Sin embargo, en la prueba posterior de Duncan se observa que no hay una diferencia significativa entre las poblaciones adyacentes (Tabla 4). Al analizar el CPII se tiene una diferencia significativa entre dos poblaciones contiguas Francisco Villa y Guerrero Negro ( $P = 0.01$  --- Fig. 4), cada una asignada a una subespecie diferente.

Tabla 3. Resultados obtenidos de los análisis de componentes principales. Se observa en negrillas la variación aportada por cada una de las variables significativas ( $p > 0.7$ ), para cada uno de los componentes.

	CP I	CP II	CP III	CP IV	CP V
LO	<b>0.90</b>	0.19	0.01	0.16	0.14
AZ	0.67	0.04	0.09	-0.02	0.00
AM	0.15	-0.03	-0.06	<b>0.91</b>	-0.11
CI	0.07	<b>0.87</b>	-0.01	0.01	0.04
LR	0.63	0.17	0.28	0.16	0.29
LN	<b>0.80</b>	0.11	0.14	0.15	0.23
AR	0.24	<b>0.78</b>	0.06	0.03	0.11
LD	<b>0.92</b>	0.13	0.04	0.04	-0.01
HD	0.26	0.20	0.29	0.54	0.46
AP	0.18	0.09	-0.06	-0.08	<b>0.90</b>
LB	0.63	0.09	-0.14	0.16	0.11
PR	<b>0.89</b>	0.07	0.02	0.09	0.12
PC	0.07	0.02	<b>0.94</b>	-0.01	-0.02
Expl.Var	4.55	1.52	1.11	1.23	1.24
Prp.Totl	0.35	0.12	0.09	0.09	0.10

Tabla 4. Muestra el análisis de varianza aplicado a cada una de las poblaciones de *T. bottae*. Los asteriscos (\*\*\*) señalan las diferencias significativas ( $P < 0.01$ ). En la parte de abajo se muestran los resultados con el CPI y en la parte de arriba los del CPII.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1 Gro Negro		*	0.57	*	*	0.06	0.96	*	0.30
2 Fco. Villa	0.18		0.07	0.96	0.74	0.13	0.35	1.00	0.81
3 San Carlos	1.00	1.00		0.54	0.90	1.00	1.00	0.72	0.99
4 Constitución	0.99	1.00	0.99		1.00	0.43	0.89	1.00	1.00
5 La Paz	1.00	0.70	0.09	0.42		0.93	0.98	1.00	1.00
6 El Triunfo	0.54	0.858	0.200	0.542	1.000		1.00	0.82	1.00
7 Todos Santos	0.20	*	*	*	0.28	0.181		0.78	0.99
8 Santiago	0.85	0.99	0.79	0.99	1.00	1.000	0.09		1.00
9 Santa Anita	0.15	1.00	0.98	1.00	0.98	0.996	*	1.00	

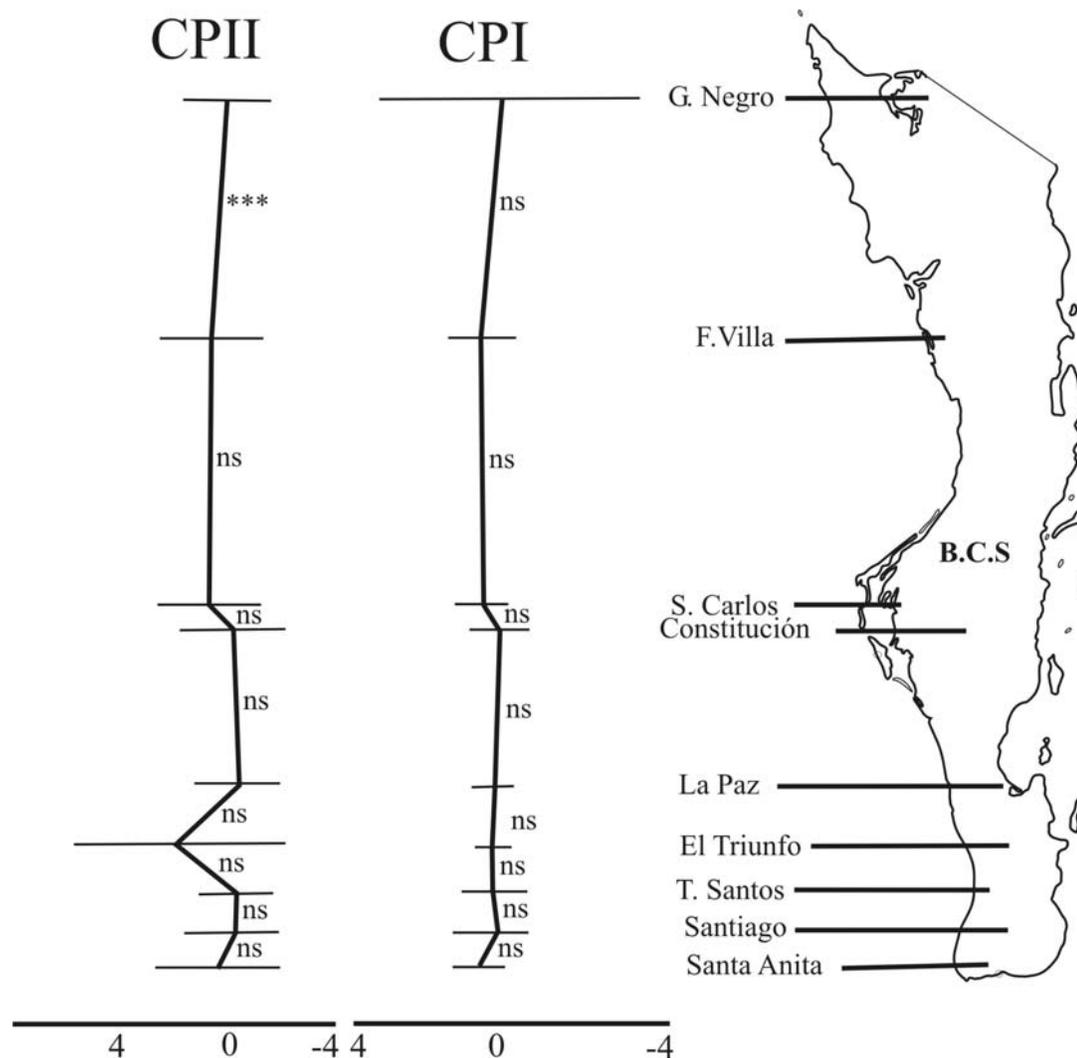


Figura 4. Resultados de Análisis de variación entre los componentes I y II y la latitud obtenido de las pruebas de varianza (ANOVA) para cada una de las poblaciones, (n.s) diferencia no significativa entre las poblaciones (\*\*\*) diferencia significativa.

**Coloración.** En análisis previos de coloración de las tuzas no existe una diferencia entre hembras y machos (Trujano, 2003), por lo que se analizaron en este caso un total de 361 ejemplares de ambos sexos. Las claves de Munsell, (1985) emplean números 10, 7.5, 5 y 2.5 para denominar el matiz de color, que indica la relación entre el rojo, el amarillo, verde,

azul y morado, también utiliza números del 2.5 al 8 para evaluar la claridad de color, y del 1 al 8 para evaluar la fuerza (de un color neutro a un color claro). Todos los colores registrados con mayor frecuencia se encuentran en la tabla 10 YR (colores más amarillos) para las partes trasera y ventral, mientras que en la tabla 7.5 YR (rojizo amarillento) para las zonas del dorso y lateral (Tabla 5). La población de Guerrero Negro posee según la tabla 10 YR, una coloración más pálida en las cuatro áreas somáticas del ejemplar, ya que en el dorso de los ejemplares examinados poseían colores grisáceos claros con tonos castaños (6/2), en la zona lateral castaños pálidos (7/3), en la trasera y ventral un color café pálido (7/4 y 7/3 respectivamente).

Tabla 5. Muestra estadística descriptiva (Moda), que refleja el color más frecuente utilizando la tabla 10YR en cuatro áreas somáticas consideradas para cada uno de los ejemplares de *T. bottae* por cada una de las poblaciones estudiadas. Los asteriscos (\*) señalan que se ha utilizado la clave de color 7/5YR.

Población	COLOR		Clave	COLOR	
	Clave	Color Dorso		Clave	Color Lateral
<b>Gro Negro</b>	6/2	grisáceo claro con tonos castaños	7/3	castaño muy pálido	
<b>Fco.Villa</b>	5/4	Castaño amarillento	6/4	café amarillento claro	
<b>San Carlos</b>	5/3	Castaño	6/3	café pálido	
<b>Constitución</b>	5/3	Castaño	6/3	café pálido	
<b>La Paz</b>	5/3*	Castaño	6/6*	amarillo rojizo	
<b>El Triunfo</b>	5/3*	Castaño	6/6*	amarillo rojizo	
<b>Todos Santos</b>	5/4	castaño amarillento	6/4*	café brillante	
<b>Santiago</b>	6/4*	café brillante	6/6*	amarillo rojizo	
<b>Santa Anita</b>	5/3*	Castaño	6/3*	café brillante	
Población	Clave	Color Trasera	Clave	Color Ventral	
<b>Gro Negro</b>	7/4	café pálido	7/3	café pálido	
<b>Fco.Villa</b>	6/6	castaño amarillento	6/2	amarillo grisáceo brillante	
<b>San Carlos</b>	6/4	castaño claro amarillento	6/2	amarillo grisáceo brillante	
<b>Constitución</b>	6/6	castaño amarillento	6/2	amarillo grisáceo brillante	
<b>La Paz</b>	5/6*	café fuerte	6/4*	café brillante	
<b>El Triunfo</b>	5/6	café fuerte	6/4	café amarillento brillante	
<b>Todos Santos</b>	6/6	castaño amarillento	6/4	café amarillento brillante	
<b>Santiago</b>	6/6	castaño amarillento	6/4	café amarillento brillante	
<b>Santa Anita</b>	6/6	castaño amarillento	6/3	café brillante	

La coloración más frecuente para la parte lateral y trasera se encuentra incluida dentro de la tabla 7.5 YR (rojizos amarillentos). La Tabla 10YR se empleó para las otras dos áreas corporales, para la parte ventral y en la parte dorsal.

El análisis de componentes principales para la coloración nos indica que los primeros tres componentes explican un 76% de la variabilidad (Tabla. 6). Sin embargo, al graficar el promedio de los componentes no existe una diferencia entre los grupos, a excepción de la población de Guerrero Negro, la cual se separa de las otras poblaciones de *T. bottae* (Fig. 5).

Tabla 6. Porcentaje de Varianza total y acumulada obtenidos por el análisis de componentes principales para el análisis de color entre poblaciones de *T. bottae*.

	Eigenval	Var. total %	Eigenval	Var. acumulada %
CPI	3.57	44.63	3.57	44.63
CPII	1.77	22.09	5.34	66.73
CPIII	0.78	9.78	6.12	76.51
CPIV	0.55	6.91	6.67	83.42
CPV	0.41	5.16	7.09	88.58

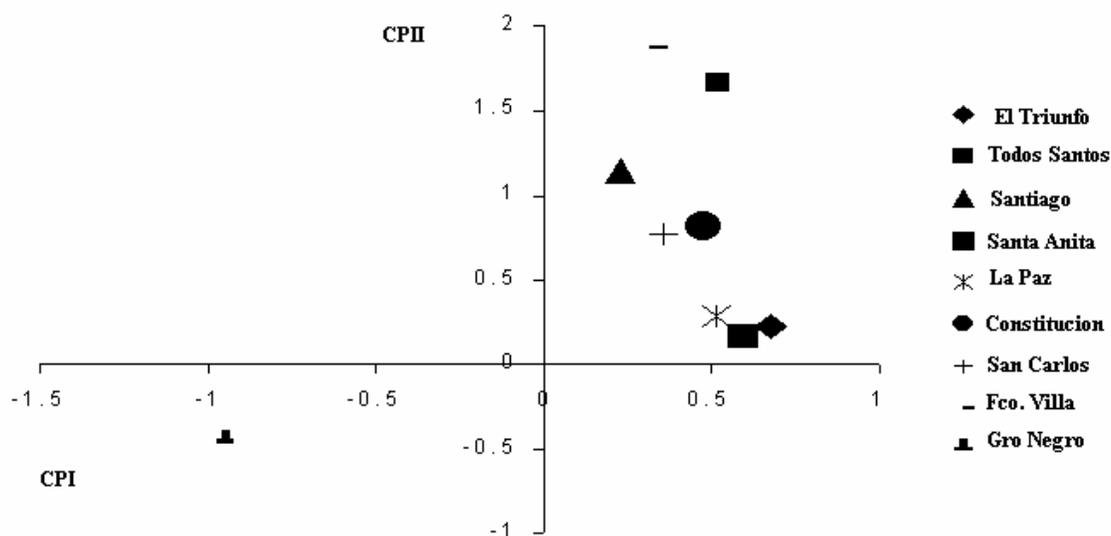


Figura 5. Resultado del análisis de componentes principales para la coloración de las poblaciones de *T. bottae*, en la gráfica los CPI y CPII. Se distingue la población de Guerrero Negro aislada de las otras poblaciones.

**Variación genética.** Se detectaron un total de 73 haplotipos de los cuales 45 son únicos. El haplotipo más común se presentó en 11 individuos, se encontró un haplotipo en tres grupos diferentes, 13 se encontraron en dos grupos y 14 solo en uno. La mayoría de los haplotipos compartidos se encuentran entre los grupos del sur sin incluir a la población de Guerrero Negro, excepto con solo un haplotipo, el cual comparten Guerrero Negro y Santa Anita.

Con el criterio de MP se generó un árbol con una longitud = 228, CI = 0.90, RI=0.52. El árbol está dividido en dos subclados, y dos ramas; el primer subclado A incluye los grupos de La Paz, El Triunfo, Santa Anita y Santiago, el segundo B está formado por las poblaciones de Francisco Villa, San Carlos y Constitucion. Las ramas están formadas por

Todos Santos y Guerrero Negro. Se observa una monofilia con respecto al grupo externo *T. b. bottae* (Fig. 6).

Al inferir las relaciones filogenéticas entre las poblaciones con 1140pb se detectan que La Paz, El Triunfo, Santa Anita y Santiago se encuentran relacionados, mientras que Francisco Villa y San Carlos se encuentran asociados otro clado, en ramas separadas encontramos a Constitución, Todos Santos y Guerrero Negro (Fig.7).

El modelo evolutivo utilizado fue el TrN+I+G ln = 1387.0543 con una proporción de sitios invariables I = 0.4098, y proporciones nucleotídicas de A = 0.2766, C = 0.2397, G = 0.1562 y T = 0.3275. Las poblaciones que se relacionan son La Paz, El Triunfo, Santa Anita, Santiago, Francisco Villa y San Carlos, se presentan tres ramas que representan a las poblaciones de Todos Santos, y Guerrero Negro (Fig. 8). El porcentaje de diferencia genética entre las poblaciones del sur de Guerrero Negro fue del 1.78%, la diferencia entre el sur de Guerrero Negro y Guerrero Negro fue de 3.05%, considerando a todas las poblaciones estudiadas la diferencia entre estas y el grupo externo es de 18.67%.

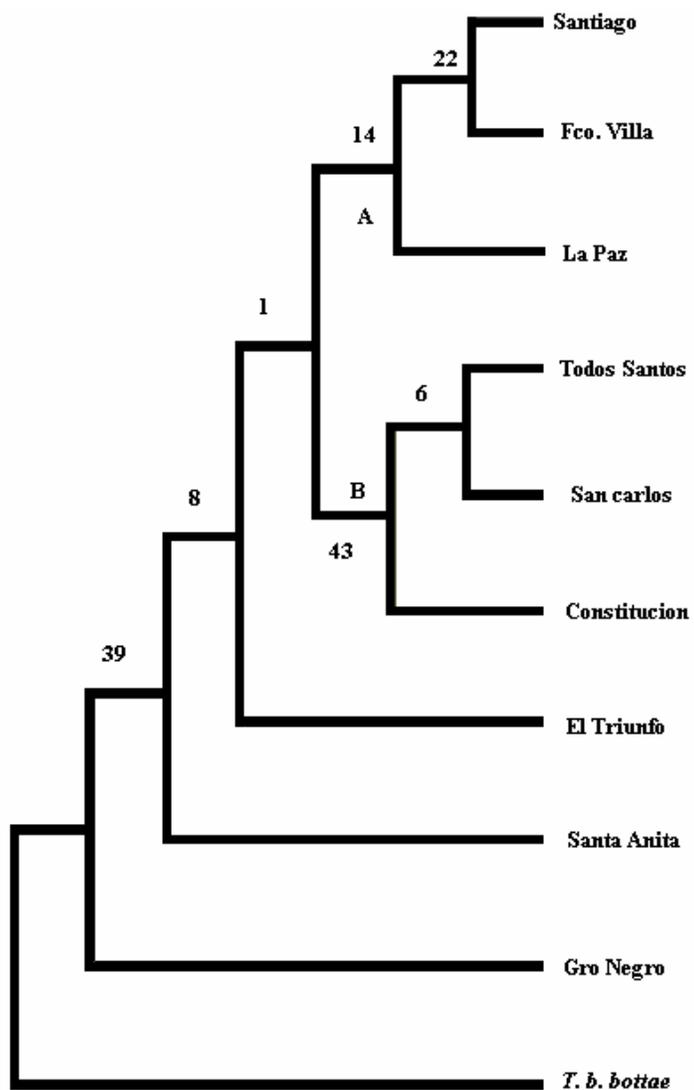


Figura 6. Árbol generado con el criterio de máxima parsimonia para 500 pb del Citocromo b de *T. bottae*. Los números indican el valor de bootstrap con 1000 replica, longitud = 44 pasos CI = 0.90, RI = 0.60.

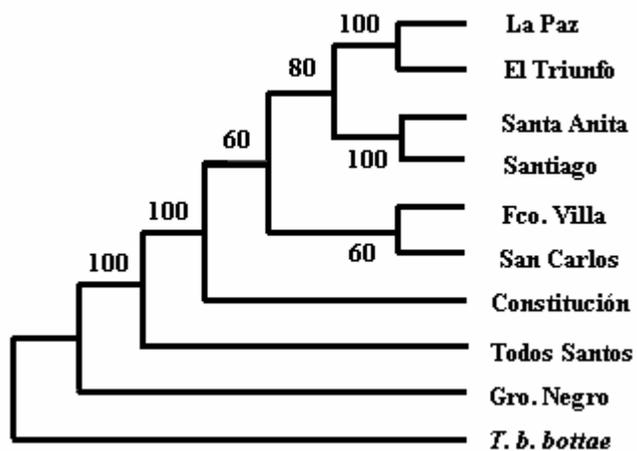


Figura.7. Árbol generado con el criterio de máxima parsimonia para 1140pb del Citocromo b de *T. bottae*. Los números indican el valor de bootstrap con 1000 replica, longitud = 228 pasos CI = 0.90, RI = 0.52.

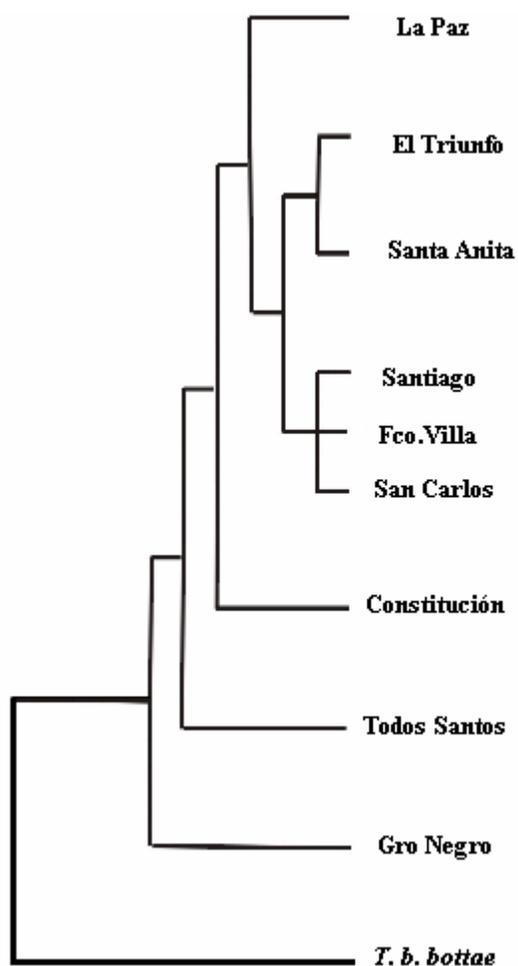


Figura 8. Árbol obtenido con el criterio de máxima verosimilitud bajo el modelo evolutivo TrN+I+G, para las nueve poblaciones de *T. bottae*. (ln = 1387.0543).

Con referencia a las distancias genéticas (Kimura 2P) la menor diferencia encontrada es entre las poblaciones de Todos Santos y San Carlos con un 0.2%. La mayor diferencia es entre las poblaciones de Guerrero Negro con Francisco Villa (3.80%) y Santa Anita (3.38 % --- Tabla 7, Fig. 9).

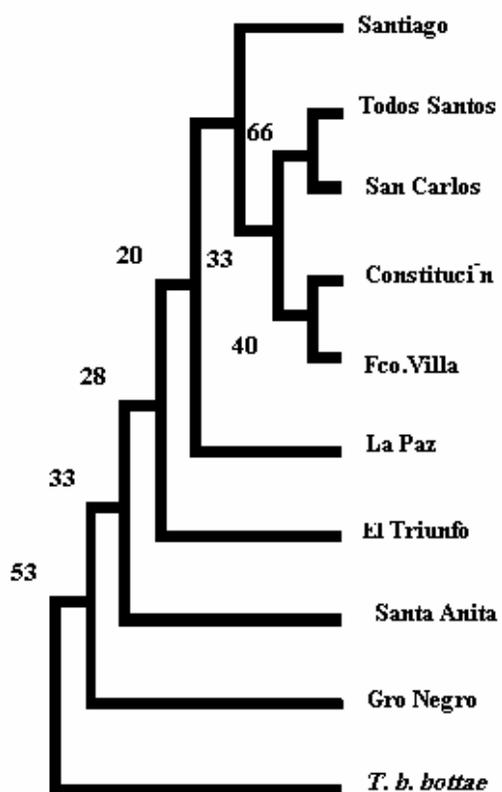


Figura. 9. Árbol generado con distancias genéticas el índice de K2P para las poblaciones de *T. bottae*, el número representa el valor de Bootstrap.

Tabla 7. Muestra las distancias genéticas de Kimura dos parámetros para las poblaciones de *T. bottae*, en Negrillas se observan los valores más altos.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 Gro Negro	0									
2 Fco. Villa	<b>0.038</b>	0								
3 San Carlos	0.023	0.019	0							
4 Constitución	0.027	0.019	0.008	0						
5 La Paz	0.027	0.023	0.014	0.017	0					
6 El Triunfo	0.031	0.031	0.016	0.021	0.018	0				
7 Todos Santos	0.020	0.021	0.002	0.006	0.012	0.014	0			
8 Santiago	0.033	0.025	0.019	0.021	0.019	0.023	0.016	0		
9 Santa Anita	0.033	<b>0.034</b>	0.019	0.023	0.021	0.023	0.016	0.025	0	
10 <i>T.b.bottae</i>	0.171	0.182	0.175	0.174	0.171	0.176	0.173	0.180	0.170	0

Los resultados obtenidos con el análisis de varianza molecular demuestran que la mayor variación fue intrapoblacional, seguida de la registrada entre subespecies con 52.5%. La variación dentro del grupo aumenta y entre poblaciones disminuye cuando la población de Guerrero Negro no se considera en el estudio (Tabla. 8). Los valores de  $F_u$ 's  $F_s$  para las poblaciones en estudio son negativos  $-0.2456$ .

Tabla. 8 Resultados del Análisis Molecular de Varianza. A-P son valores presentados en el estudio de (Álvarez Castañeda y Patton, 2004) para el sur de la región. S/GN representa los valores de varianza sin considerar la población de Guerrero Negro.

<b>Comparación</b>	<b>Grupos</b>	<b>spp</b>	<b>A-P</b>	<b>S/GN</b>
Entre poblaciones	29.72	24.44	26.54	13.64
Entre poblaciones y dentro de grupos	16.15	23.06	24.12	26.58
Dentro de poblaciones	54.13	52.5	49.34	59.78

Al comparar las diferentes topologías de los árboles generados por máxima parsimonia y con el índice taxonómico, a través de la prueba de Kishino-Hasegawa, se encontraron

diferencias significativas ( $P = 0.01$ ) entre ellos (Tabla 9). La longitud de cada uno de los árboles comparados es de 44 pasos ( $CI = 0.90$ ,  $RI = 0.60$ ).

Tabla 9. Resultados de la prueba de comparación de topologías Kishino–Hasegawa, en la tabla a una ( $P = 0.05$ ).

<b>Topología</b>	<b>longitud</b>	<b>sd. (Dif.)</b>	<b>t</b>	<b>P</b>
1	44	0.00		
2	44	<b>1.41563</b>	0.00	1.00
3	44	0.00	0.00	1.00
4	44	0.00	0.00	1.00
5	44	0.00	0.00	1.00

## **Discusión**

Un primer punto de discusión es que la distribución de *T. bottae* tiene un rango de distribución que incluye todas las tierras bajas de Baja California Sur en la vertiente del Océano Pacífico, este hecho contrasta con la distribución reportada desde el siglo pasado para esta especie, donde su distribución se relacionaba a puntos geográficos específicos, esto demuestra la falta de estudios en la región. Las tuzas al ser una especie que se beneficia de la actividad humana, y al aumentar la actividad agrícola en la entidad, ha tenido como consecuencia el aumento de sus poblaciones este fenómeno provoca problemas con el humano (Wilson, 1999). En contraparte, es sabido que antiguamente cuando se describieron los primeros taxa en las diversas zonas de México, se colectaban pocos ejemplares y en ocasiones no eran adultos (Patton, 1999). Esta situación no es ajena para *T. bottae*, ya que la mayoría de las subespecies descritas para la península, se ha realizado con muy pocos ejemplares, y a veces hasta con un sólo ejemplar (Patton, 1999). Con este estudio se puede observar que las poblaciones están presentes en regiones donde antes no se tenían registradas por lo que se propone la distribución presentada en la Figura 10.

**Morfología.** El análisis con el índice taxonómico nos muestra que no hay una amplia diferencia entre las medidas craneales de las poblaciones adyacentes (Tabla 1), la más alta similitud se registra en las poblaciones que se encuentran geográficamente cercanas (Ej. El Triunfo y La Paz). Si bien, las unidades subespecíficas de *T. bottae* están basadas en una variación morfológica como color del pelaje (Patton y Feder, 1981), las poblaciones que se analizaron pertenecen nominalmente a seis subespecies., los análisis con el índice taxonómico no permiten observar un agrupamiento geográfico que permitan una fácil

separación de las unidades infraespecíficas. Las poblaciones más similares son La Paz y El Triunfo con un 0.18 de diferencia entre ellas ambas consideradas como subespecies diferentes.



Figura 10. Distribución propuesta para *Thomomys bottae* después de este estudio, los números pertenecen a cada una de las poblaciones estudiadas (ver Apéndice 1).

Un caso particular es el de la población de Todos Santos, ya que la diferencia morfológica con respecto a las otras poblaciones es de 1.8 (Tabla.1), sin embargo esta población pertenece a la misma subunidad taxonómica que Santa Anita y el Triunfo, con estos resultados, parece que no pertenece a la misma subespecie. Con estos resultados se observa que hay poblaciones asignadas a diferentes subespecies pero el índice de similitud muestra lo contrario, es decir una elevada similitud entre ellas, mientras que las poblaciones que pertenecen a la misma subespecie son diferentes.

Para el caso del análisis craneométrico relacionado con la latitud, se observa que al graficar la variación explicada por el CPI y CPII (40.20 y 10.04 respectivamente—Tabla. 2) contra la latitud (Fig. 4) en la mayoría de las poblaciones no se presentan diferencias significativas entre estas (Tabla 4), a excepción del caso de Guerrero Negro y Francisco Villa en ambos componentes. Esto implica que entre ambos grupos existe una variación no debida al tamaño, sino a la proporción de las medidas que se presentan de manera diferencial. En contraparte en ninguno de los CP se observa alguna diferencia significativa entre el resto de las poblaciones adyacentes, que nos permita considerarlas como poblaciones diferentes. En algunos estudios realizados en California, Estado Unidos, se han enfocado a identificar alguna estructura morfológica en las subespecies que se encuentre relacionada con una zona geográfica específica, y de esta manera considerarlas como unidades evolutivas independientes (Smith y Patton, 1988). Para el caso de las poblaciones de Baja California Sur, podemos encontrar ese patrón en las poblaciones del sur de Guerrero Negro porque son muy similares.

**Coloración.** A pesar de la plasticidad fenotípica registrada en la mayoría de las tuzas, se puede observar que para el caso de las tuzas del sur de la península no se encontró una diferencia que nos ayude a discernir entre poblaciones, aunque se ha mencionado que entre las tuzas la coloración en general se encuentra en un gradiente de oscuro en las zonas donde el suelo es muy húmedo y claro (de gris a blanco) principalmente en zonas arenosas (Patton, 1999). Para el caso de *T. bottae* en Baja California Sur, el hábitat es muy similar, suelos arenosos de textura media gruesa con una capa superficial de color claro (INEGI, 1995), lo que concuerda con que existe una relación entre el color de suelo y el de los individuos que habitan estos como una adaptación antipredatoria (Kruppa y Geluso, 2000), además otra adaptación es que los colores pálidos los presentan especies que habitan el desierto, y funcionalmente se ha considerado como un color que permite reflejar la luz en ambientes muy calientes como las áreas desérticas (Caro, 2005). Aunque este fenómeno no se ha reportado para otras especies de tuzas, como las del género *Orthogeomys*, ya que en ese caso el color es considerado como resultado de un proceso estocásticos que afecta a la población (Hafner *et al.*, 1987).

En este trabajo se considera que el hábitat y los procesos adaptativos pueden ser las causas de las coloraciones registradas para la población de Guerrero Negro, esto se puede observar en la Tabla 5. Los colores claros como el castaño muy pálido 7/3 de la tabla 10 YR es característico de esta población (Munsell, 1975), lo anterior coincide con el tipo de hábitat donde se encuentra esta población, ya que son suelos arenosos y de color claro (INEGI, 1995). Para las otras poblaciones exceptuando a Guerrero Negro además de emplear la tabla 10 YR se utilizó la tabla 7.5 YR lo cual indica un Matiz más elevado con colores más rojizos

y amarillentos (Munsell, 1975). La diferencia en color para Guerrero Negro nos lleva a inferir que esta característica puede ayudar a clasificarla como una población diferente, así lo demuestra la gráfica de componentes principales, ya que se observa que en particular esta población se encuentra separada de las otras poblaciones (Fig.5), esto corrobora que la subespecie a la que pertenecen los ejemplares de esta población están sujetos a una fuerte presión ambiental, y que puede constituir una unidad subespecífica diferente, ya que según el concepto de Lidicker (1962) las subespecies presentan una homogeneidad en características morfológicas y genéticas. Los porcentajes de varianza acumulada demuestran que los primeros tres componentes explican un 76.51%.

**Genética.** Los árboles construidos con el criterio de Máxima Parsimonia y Máxima verosimilitud para 500pb muestran que la población de Guerrero Negro se encuentra separada del conjunto de las otras poblaciones (Fig.6). Los resultados de Máxima Parsimonia demuestran para 1140pb la misma topología (Fig.7), el consenso para estos es mayor lo que significa que existen relaciones que asocian a los ocho grupos exceptuando Guerrero Negro.

Esto se puede explicar por un posible flujo genético entre las poblaciones cercanas, que les permite combinar la información genética, sin embargo no es posible separar a las poblaciones a nivel subespecífico. Álvarez-Castañeda y Patton (2004) señalan que las poblaciones de *T. bottae* al sur de la península presentan una monofilia.

De acuerdo con Bradley y Baker (2001), se considera que específicamente los valores de distancia genética < 2% son indicativos de una variación intraespecífica, mientras que los valores entre 2 y 11% se consideran como poblaciones conespecíficas o de especies válidas, mientras que valores > 11% indican especies diferentes. Según los resultados obtenidos con

el índice de distancia K2P podemos identificar que la mayor distancia genética se registra entre Francisco Villa y Guerrero Negro (3.8 % Tabla 7). Sin embargo estas poblaciones se encuentran geográficamente muy cercanas, a este respecto Álvarez-Castañeda y Patton (2004) proponen que entre las tuzas existe un periodo en donde las poblaciones son muy abundantes y pueden llegar a tener contacto con las poblaciones vecinas, presentando flujo genético, lo cual podría explicar la poca diferencia entre poblaciones como San Carlos y Todos Santos que tienen una diferencia de 0.2% aunque se encuentran geográficamente lejanas (Tabla. 7). En contraposición las poblaciones de Francisco Villa y Santa Anita tienen una distancia del 3.3% y son dos poblaciones que están alejadas geográficamente, sin embargo se encuentran dentro del rango de poblaciones coespecíficas. El promedio de distancia genética entre las poblaciones analizadas de cinco zonas incluyendo Baja California Sur por Álvarez-Castañeda y Patton (2004), muestran una diferencia interpoblacional en Baja California Sur y las otras estudiadas señalando una distancia de 0.1563, por otra parte el promedio de 0.017 equivalente a un 1.7% fue la distancia intrapoblacional que pertenece a 25 poblaciones analizadas del sur de Baja California, estos resultados son muy similares a los obtenidos en este estudio (Tabla 7).

El análisis de varianza molecular señala que la variación intrapoblacional es mayor que entre subespecies. (Tabla 8). La variación menor se observa entre poblaciones localizadas al sur de Guerrero Negro, también se observa que la variación entre las poblaciones por subespecie es menor. Estos resultados son muy similares a los encontrados por Álvarez Castañeda y Patton (2004).

La desviación a la neutralidad evaluada por la prueba de Fu's  $F_s$ , tiene un valor negativo de  $-24.5$  lo cual sugieren que la población esta siendo afectada por una eventos de contracción y expansión poblacional (Álvarez Castaneda y Patton, 2004).

El análisis de las diferencias topológicas (prueba de Kishino-Hasegawa) demuestra que se presentan diferencias significativas entre los árboles evaluados (Tabla. 9). Las variaciones morfológicas están asociadas a la gran plasticidad fenotípica que presentan las tuzas, en respuesta a las condiciones ambientales y a la disponibilidad del alimento (Hardy, 1997; Ingle, 1950; Smith y Patton, 1984; Patton y Brylski, 1987). Las variaciones genéticas explican la historia evolutiva de la especie (Smith y Patton, 1984). Sin embargo en el caso de este análisis las características morfológicas y genéticas de poblaciones de tuzas localizadas en las tierras bajas de Baja California son diferentes sugiriendo que existe una heterogeneidad entre dos grupos (sur de Guerrero Negro y Guerrero Negro), por lo que se puede caracterizar dos unidades diferentes.

### **Conclusiones**

Todas las poblaciones estudiadas no presentan una diferencia morfológica que se pueda observar o registrar, de la misma manera no se observa que la latitud tenga algún efecto en la variación de los individuos de poblaciones adyacentes. Por otra parte las diferencias genéticas son mínimas no llegando a diferir entre las subespecies nominales y se tiene que todas las poblaciones al sur de San Ignacio están dentro de una rama monofilética, separadas de las poblaciones de Guerrero Negro, que se localiza al norte de San Ignacio.

Las poblaciones actualmente son identificadas dentro de seis subespecies, pero los resultados morfométricos, morfológicos y genéticos nos permiten observar la existencia de

diferencias que puedan ser de gran utilidad para tipificar poblaciones dentro de esta gran área distinguiendo dos subunidades diferentes. Esto permite proponer que las poblaciones previamente asignadas a *T. b. imitabilis*, *T. b. litoris*, *T. b. incomptus*, *T. b. magdalenae*, deben de conocerse bajo el nombre de subespecífico de *T. b. anitae*. Con base en los argumentos anteriormente expuestos se considera, que son suficientes para reconocer a la población de Guerrero Negro (*T. b. russeolus*) como una subespecie diferente de *T. b. anitae*.

## V

**FILOGEOGRAFÍA Y ESTRUCTURA GENÉTICA DE LAS POBLACIONES DE  
*THOMOMYS BOTTAE* EN LA PENÍNSULA DE BAJA CALIFORNIA**

**Introducción**

El flujo genético y los eventos de vicarianza pueden ser los generadores de características importantes en las poblaciones. Particularmente si los eventos de vicarianza generan discontinuidades en los modelos de flujo genético debido a la formación de nuevos linajes establecido de un lado y otro de la barrera (Brooks y McLennan 1991, Avise, 2000). Cuando el flujo genético esta restringido de manera espacial entre las poblaciones, es decir que existe un aislamiento por distancia, la estructura genética asociada a este evento cambia en función de la migración entre las poblaciones (Wright, 1943; Kimura y Weiss, 1964; Slatkin, 1993). Para diferenciar los efectos de vicarianza en la estructura genética se requiere de una interpretación de la genética de poblaciones y modelos filogeográficos para entender el proceso evolutivo de muchos taxa.

Las tuzas de la especie *Thomomys bottae* tienen una amplia distribución en la Península de Baja California incluyendo varios tipos de suelo y de vegetación desde matorral del desierto hasta bosques de coníferas (Patton, 1999). Sin embargo, las tuzas tienen alta preferencia por las áreas abiertas donde los suelos son suficientemente profundos para mantener su sistema de galerías.

Un concepto básico en la genética y la biología evolutiva es la capacidad que presenta un genotipo para dar un fenotipo particular en diferentes condiciones ambientales. La llamada plasticidad fenotípica les confiere a los organismos que la presentan, un mayor éxito

en su proceso evolutivo (Bradshaw, 1965). *Thomomys* es un género que presenta alta plasticidad fenotípica esto les confiere diferentes características únicas a nivel morfológico como una diferencia en el tamaño del cuerpo, forma y color del pelaje (Krupa y Geluso, 2000; Patton y Smith, 1990; Trujano-Álvarez y Álvarez Castañeda, 2007; Ríos y Álvarez Castañeda, 2007) a nivel genético podemos encontrar una enorme diferencia en morfología cromosómica, y con isoenzimas (Patton *et al.* 1979; Patton y Smith 1990; Ruedi, *et al.*, 1997)

Ecológicamente también existe una variación de densidad y ámbito hogareño de los individuos (Patton, 1980; Daly y Patton, 1986). La plasticidad fenotípica que poseen las tuzas ha sido muy importante para los taxónomos y se han reconocido más de 200 subespecies del género (Hall, 1981; Patton, 1999).

La dispersión de las tuzas es muy difícil, debido a que en la mayoría de los roedores subterráneos los movimientos individuales les demanda un alto consumo de energía sumado a que la probabilidad de moverse a un sitio más alejado de su madriguera materna y establecerse en una nueva área es muy baja (Bush *et al.*, 2000). Este factor tiene una gran importancia a nivel de estructura genética, así como para detectar los límites en el flujo genético en las poblaciones de *T. bottae*. Los suelos es otro factor que limita la distribución de estos organismos, ya que esta altamente relacionado con la capacidad de excavación, así como con la disponibilidad de recursos alimenticios (Chase *et al.*, 1982; Patton, 1990).

La historia geológica de la península de Baja California esta altamente correlacionada con la distribución de la biota a través del tiempo. Existen tres eventos de vicarianza hipotetizados a partir de estudios algunos vertebrados que separan en grupos bien definidos según el evento que haya afectado su población. 1) La transgresión del Golfo de California

después de su formación en lo que se conoce como el Paso de San Gorgonio, hace aproximadamente 3 MA. 2) La formación del Istmo de La Paz hace 3 MA. 3) La apertura de un canal marino transpeninsular fechado en 1.5-1 MA (Grismer, 1994; Riddle, 2000; Lindell *et al.*, 2006).

Estos eventos contrastan con la coalescencia de *T. bottae* en la península estimada en 300,000 (217,000—462,000) años (Álvarez-Castañeda y Patton, 2004). El objetivo del presente trabajo es inferir las relaciones filogenéticas de *Thomomys bottae* y la estructura genética de esta especie, así mismo se pretende identificar los factores que afectan la distribución y estructura genética en la península de Baja California.

### **Materiales y métodos**

Se utilizaron un total de 174 tejidos que pertenecen a ejemplares colectados en la península de Baja California y Sur de California. Los especímenes se encuentran depositados en las colecciones del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C (CIB) y en el Museum of Vertebrate Zoology de la Universidad de California (MVZ).

Los procedimientos del laboratorio de extracción de DNA mitocondrial del hígado de cada uno de los ejemplares y la secuenciación se siguieron de acuerdo con Trujano-Alvarez y Álvarez-Castañeda (2007). Las secuencias fueron alineadas y editadas usando Sequencher ver 3.1 (Gene Codes Corp., Ann Arbor, MI), y se realizó la traducción a aminoácidos para la confirmar el alineamiento.

Las secuencias de los individuos se agruparon en 27 localidades de acuerdo con la subespecie nominal asignada (Patton, 1999), en el caso de las poblaciones del sur que pertenecen a la misma subespecie nominal se asignaron a una región dependiendo de su

distribución (Apéndice III). En la Tabla 1 se muestra el número de individuos secuenciados por localidad. Para descartar los haplotipos redundantes se utilizó el programa Collapse, ver 1.1.(<http://darwin.uvigo.es>) Para inferir la filogenia del grupo en este estudio se utilizó el programa PAUP 4.0b10 (Swofford, 2001) y se aplicaron los criterios de Máxima Parsimonia (MP), Máxima Verosimilitud (ML) y Distancias Genéticas. Para los análisis de Máxima Parsimonia a todos los caracteres se les asignó el mismo peso, el árbol más óptimo se encontró mediante una búsqueda heurística, con adición aleatoria de secuencias, utilizando 1000 pseudoreplicas. Se generó un consenso con la regla del 50% seleccionada en el programa PAUP 4.0b10. Para el análisis de ML el modelo de evolución fue seleccionado por el programa Modeltest 2.2.7 (Nylander 2004), las búsquedas se realizaron con 100 replicas cada una. Los valores de Bootstrap considerados fueron de  $\geq 50\%$ . Los árboles fueron enraizados con las secuencias de *Thomomys mazama* (AF215805), *T. talpoides* (AF215812), y de *T. monticolus* (AF215813).

La inferencia bayesiana se realizó utilizando el programa MrBayes 3.0b4 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003), con el modelo seleccionado por el MrModeltest v2 (Nylander 2004) el algoritmo de búsqueda fue con las Cadenas de Markov simulación Monte Carlo (MCMC) y se realizaron cuatro corridas las primeras 500 muestras de cada corrida fueron descartadas y el resto fue analizado para encontrar la probabilidad posterior de los clados. Se generó un consenso con la regla del 50% seleccionada en el programa PAUP 4.0b10 y con los porcentajes obtenidos se asumió la probabilidad posterior del clado.

Se obtuvieron las distancias genéticas con el índice de Kimura dos parámetros con la finalidad de comparar con los niveles de divergencia para otras especies reportados en otros

estudios, las distancias obtenidas son dentro de los clados y entre subclados, así como la distancia del grupo *bottae* del sur de California, para comparar con las subespecies presentes en la península, también se observan las distancias entre el grupo externo y *T. bottae* de la península

El programa Arlequin (Schneider et al. 2000) se utilizó para graficar la red de haplotipos, la varianza molecular, pruebas de neutralidad tiempo de coalescencia y distribución *mistmach*. Para construir la red de haplotipos se utilizó el “spanning network” implementado en el programa y la selección de haplotipos únicos por diferencias de pares de bases, el análisis de varianza molecular (AMOVA) se empleó para determinar la diferencia entre haplotipos de cada una de las regiones, entre regiones y dentro de cada población. Las pruebas de neutralidad de  $F_s$  test (Fu, 1997) y la  $D$  Tajima (Tajima 1989) fue calculada para evaluar si la población estaba cumpliendo con la neutralidad.

Ambas pruebas están basadas en el modelo de sitios infinitos sin recombinación, así mismo esta prueba fue utilizada para detectar las desviaciones a la neutralidad causadas por fuerzas evolutivas, tales como migración, expansión poblacional o eliminación selectiva.

Se realizaron gráficas de distribución de diferencias entre los pares de bases “*mistmach*” para determinar el comportamiento poblacional. La distribución es multimodal en muestras con un equilibrio demográfico, pero es usualmente unimodal en las poblaciones que han pasado una expansión demográfica (Rogers y Harpending, 1992).

El tiempo de coalescencia fue calculado a partir de la formula  $\tau = 2ut$  donde  $u$  es la tasa mutación de la secuencia analizada y  $t$  es el tiempo generacional basado en el modelo de “stepwise growth model” implementado en Arlequin (Schneider *et al.*, 2000). Para calcular

la tau ( $\Gamma$ ), theta inicial ( $\Theta_0$ ), theta final ( $\Theta_1$ ), diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) y diversidad haplotídica. La historia demográfica de las poblaciones se calculó con una tasa de mutación de  $1.3 \times 10^{-5}$  (Zheng *et al.*, 2003).

## Resultados

El mejor modelo evolutivo seleccionado fue GTR+1+G  $-\ln L = 3489.2827$  los parámetros del modelo son: proporción de sitios invariables de  $I = 0.5615$ ,  $G = 0.1239$ , con sustitución de bases ( $A = 0.3016$ ,  $C = 0.2487$ ,  $G = 0.1239$ ,  $T = 0.3218$ ). Solamente 142 caracteres fueron potencialmente informativos. Se encontró una topología similar de las relaciones filogenéticas empleando ML y la inferencia Bayesiana así como con MP.

Las poblaciones de *Thomomys bottae* de la península de Baja California y del Sur de California muestra una monofilia en relación a las poblaciones de *T. bottae* de California (Fig. 11, 12, 13). Se observan tres grupos filogenéticos bien diferenciados y relacionados a tres áreas geográficas bien identificadas. El grupo del norte (I) el cual incluye poblaciones que se encuentran al sur de California, el rango esta definido desde el límite entre México y Estados Unidos al sur de California. El grupo de la parte media (II) representado por la parte central y norte de la península de Baja California, desde el límite entre Estados Unidos y México hasta la región norte del desierto de Vizcaíno. En el grupo III se encuentran las poblaciones del sur del Desierto del Vizcaíno hasta la punta sur de la Península de Baja California incluyendo la Sierra de La Laguna.

Los árboles filogenéticos demuestran dos subclados tanto para el grupo II como para el grupo III. Los subclados IIa y IIb comparten un sólo haplotipo. El subclado IIIa incluye las poblaciones del norte de la laguna San Ignacio y el subclado IIIb incluye las poblaciones de la parte sur de la península de Baja California.

Las distancias genéticas demuestran que la divergencia en *T. bottae*. Dentro de los clados son mínimas, al igual que entre subclados, sin embargo la distancia con el grupo *bottae* es de un 16%, mientras que con el grupo externo es del 21% (Tabla.10).

Tabla.10. Distancia genética promedio entre los Clados (los clados y grupos corresponden a la figura

	Distancia genética
Comparación	K-2P
Dentro del Clado I	0.016
Dentro del Clado II	0.012
Dentro del Clado III	0.018
Entre Clado II-a, II-b	0.017
Entre Clado III-a, III-b	0.024
Grupo <i>Bottae</i>	0.16
Grupo Externo	0.21

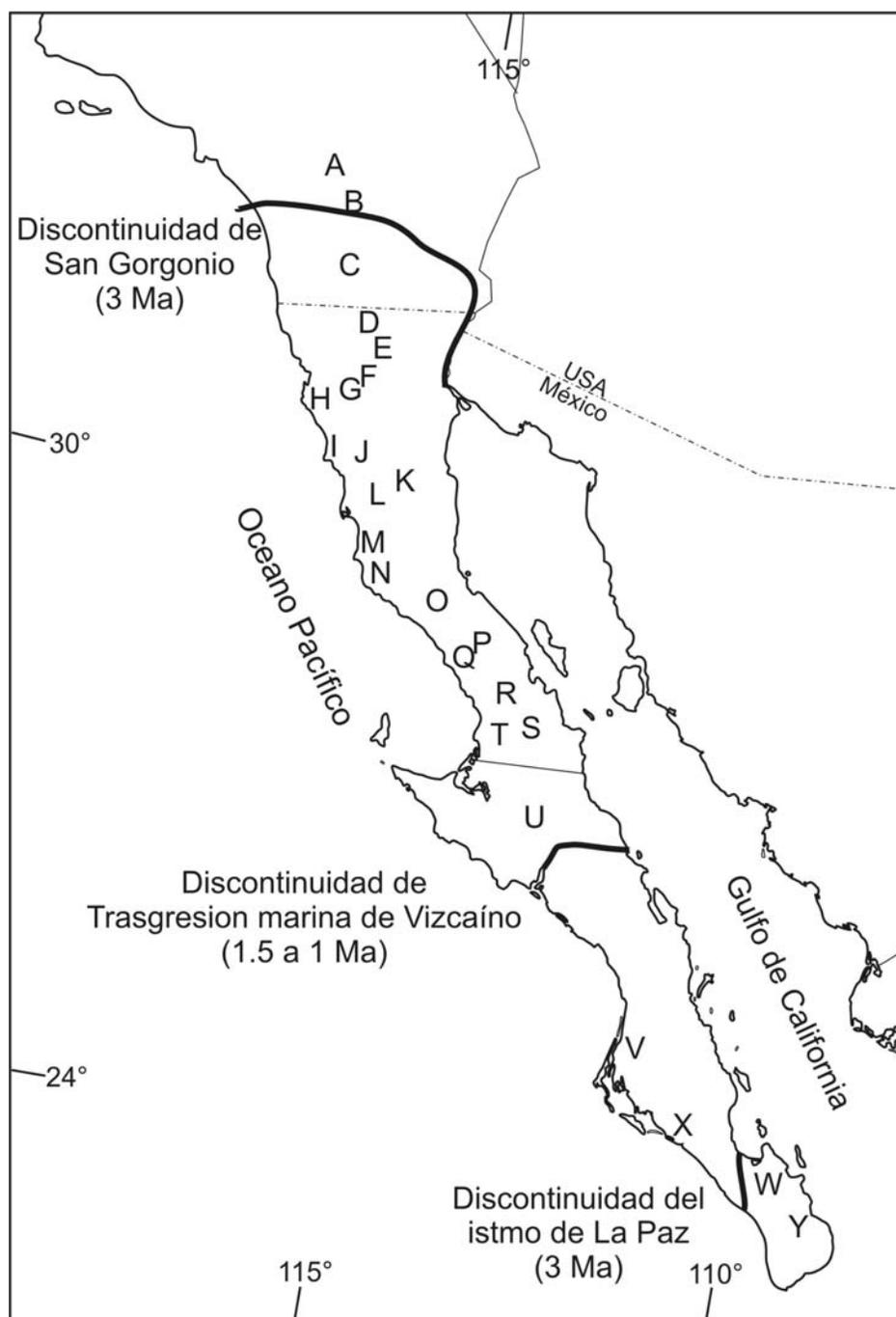


Figura 11. Distribución de hapotipos para las poblaciones de *T. bottae* utilizadas en los análisis genéticos (ver Apéndice III para ubicar localidades)

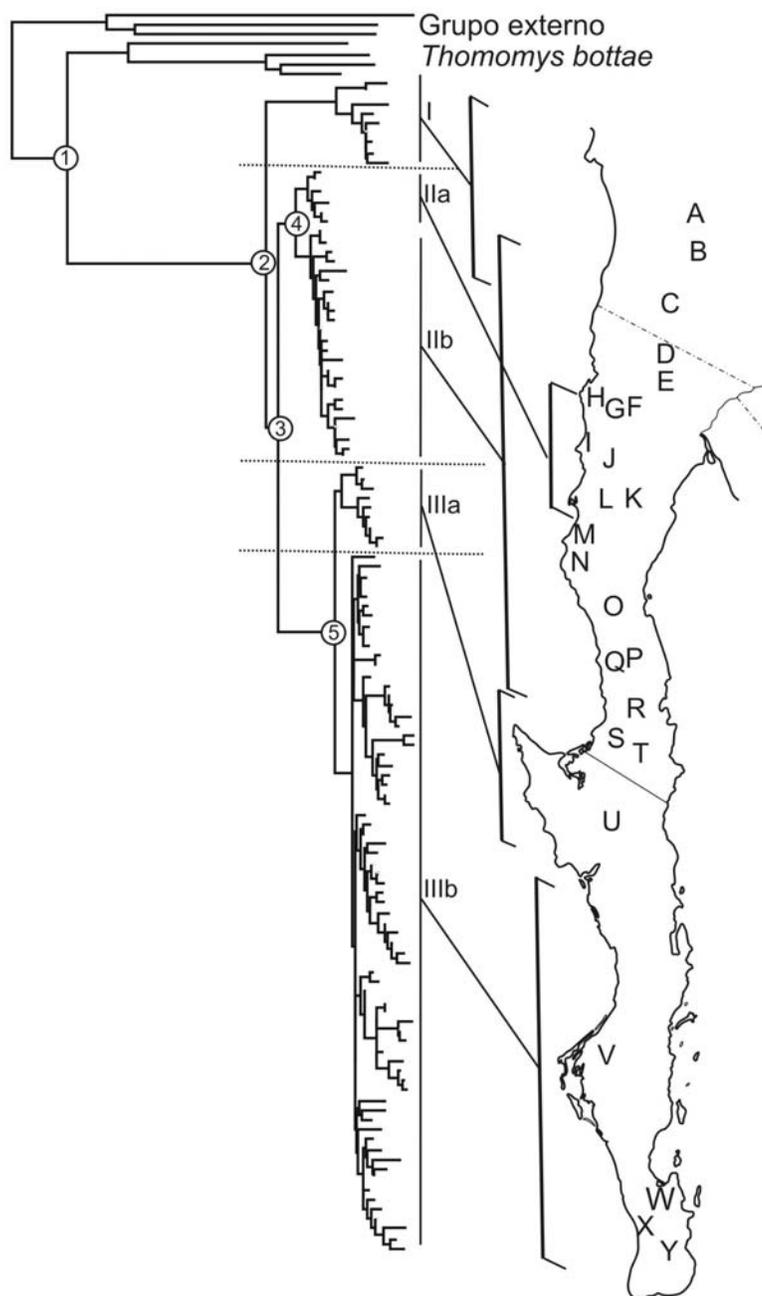


Fig 12. Árbol consenso a partir del análisis de máxima parsimonia, máxima similitud, inferencia Bayesiana y análisis de distancia genética. Los nodos del 1 al 5 representan la máxima consistencia en las ramas para todas las pruebas realizadas (valores de 100 bootstrap). La línea punteada marca las principales discontinuidades genéticas.



El número de sitios polimórficos encontrados fueron 112 (22.4%), 84 son informativos. La mayoría de los haplotipos están limitados a una sola población (151, 86.78%). El haplotipo presente en un mayor número de poblaciones fue el FGMP10 (La Rumorosa, Laguna Juárez, San Matías y El Rosario). El haplotipo con un mayor número de especímenes fue el X55 en el sur de la Península (Fig.14, apéndice III). Las relaciones alternativas se presentan en el Apéndice II. La red de haplotipos esta dividida en tres grupos bien diferenciados cada uno asociado a una sola área geográfica (Fig. 14 y 15). El análisis realizado con el programa TSC muestra que los tres grupos son estadísticamente diferentes ( $P < 0.05$ ).

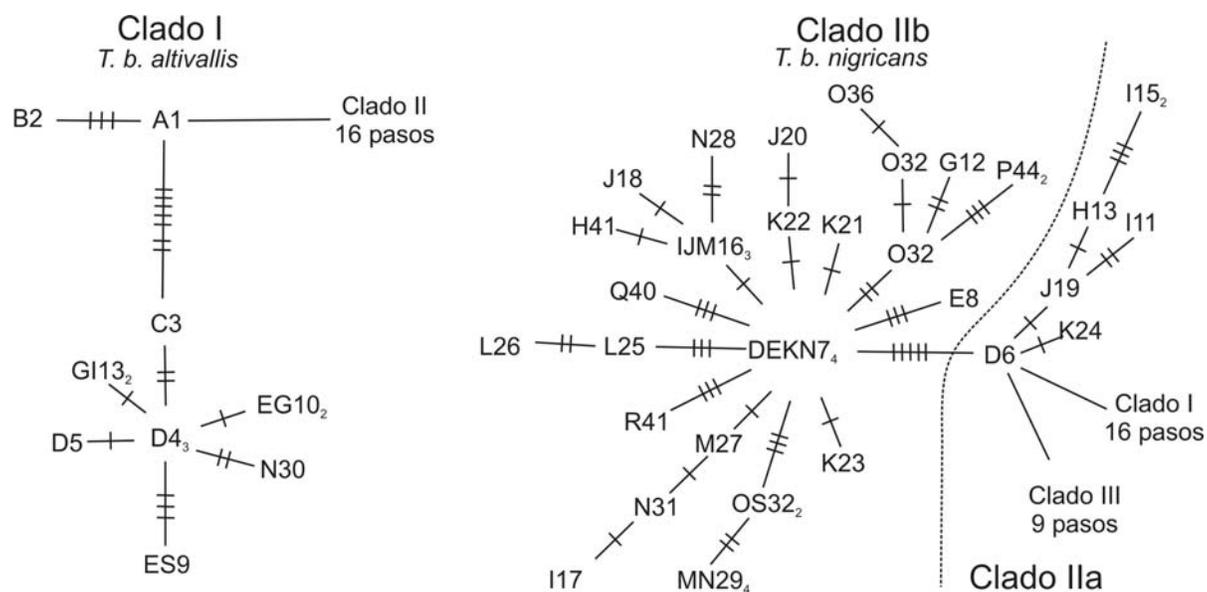


Figura 14. Red haplotípica resultado de la relación de 120 haplotipos que corresponden a 174 individuos analizados (500pb) el subíndice indica la frecuencia de haplotipos, se muestran los dos primeros clados. La línea punteada divide entre el subclado a y b del clado II.

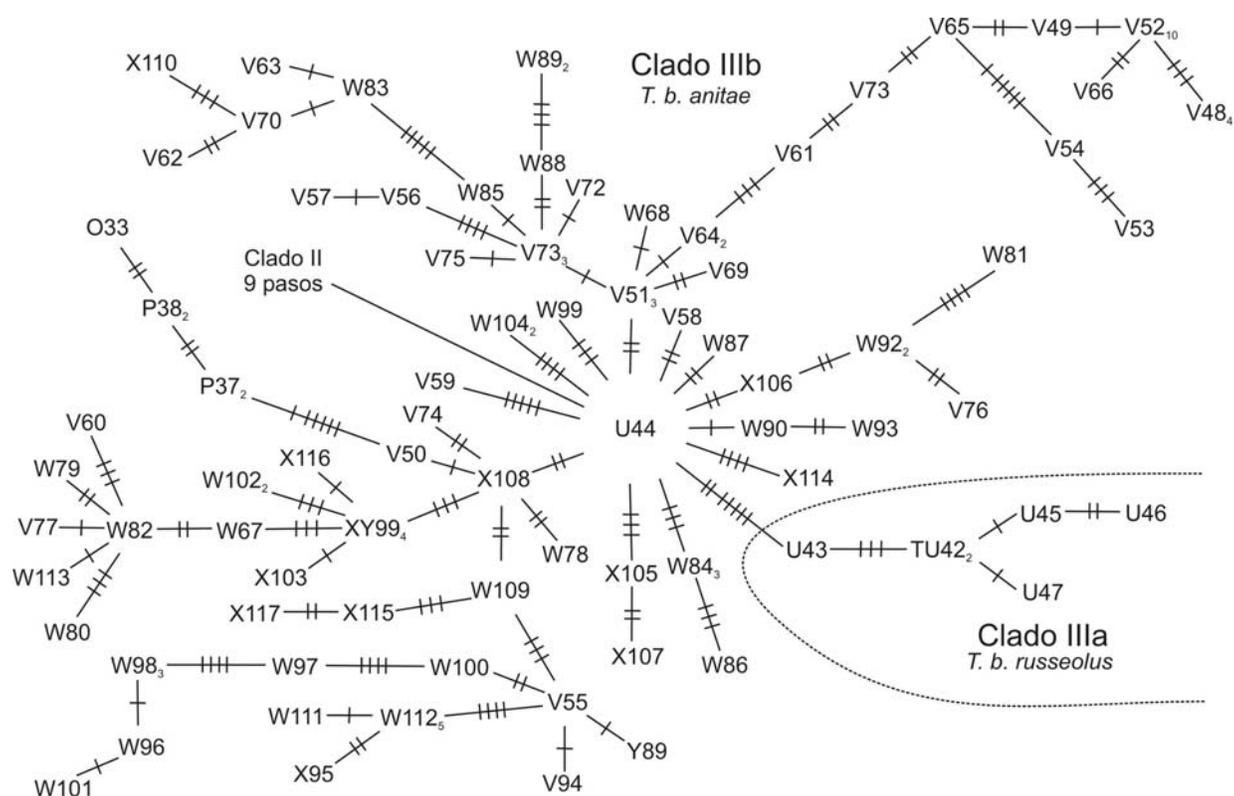


Figura 15. Red haplotípica resultado de la relación de 120 haplotipos que corresponden a 174 individuos analizados (500pb) el subíndice indica la frecuencia de haplotipos, La línea punteada divide entre el subclado a y b del clado III.

El Análisis de varianza molecular (AMOVA) entre los tres grupos muestra una variación entre grupos del 64.92%, entre poblaciones dentro del grupo de 9.57% y dentro de poblaciones de 25.52%, como se puede observar la variación entre poblaciones es mucho más alta que en las otras dos categorías. Este resultado soporta también que hay una diferencia entre grupos.

Los valores de  $F_u$ 's  $F_s$  y  $D$  Tajima muestran valores de -28.878 y -0.647 respectivamente.

Al calcular los valores de tau ( $\tau$ ) para observar la expansión de las poblaciones con un intervalo de confianza del 95% donde  $\Gamma_0$  {población antes de la expansión} y  $\Gamma_1$  {tamaño de la población después de la expansión}. Los parámetros estimados para todas las muestras son de 5.22 con un intervalo de 2.51- 20.16. Así mismo se puede observar que este parámetro no difiere mucho entre los grupos (Tabla 11).

Tabla 11. Parámetros genéticos de todas las poblaciones y de cada uno de los tres grupos generados por los análisis filogenéticos.

PARAMETROS	REGION			
	I	II	III	I-III
No.INDIV.	15	40	119	174
No.HAPLO	11	30	79	120
Div. Genética	0.952± 0.0403	0.9729± 0.0182	0.982± 0.051	0.990± 0.026
Div. Nucleotídica	0.0135± 0.007	0.010± 0.005	0.017± 0.008	0.031± 0.015
Diferencia De Pares	6.742± 3.36	5.312± 2.640	8.66± 4.031	15.513± 6.960
FU's Fs	-2.194	-13.175	-24.57	-28.878
Tajima	-0.909	-1.341	-1.219	-0.647
T	11.996	4.11	9.378	5.22
$\tau$ inferior	5.203	1.527	6.21	2.519
$\tau$ superior	21.121	11.957	12.254	20.166
$\Theta_0$	0.004	2.433	0.005	14.131
$\Theta_{0inferior}$	0.000	0.000	0.000	0.000
$\Theta_{0superior}$	6.350	9.230	2.510	35.860
$\Theta_1$	10.889	23.418	89.136	274.062
$\Theta_{1inferior}$	5.396	12.968	57.407	38.523
$\Theta_{1superior}$	163.701	6618.418	6635.386	3899.62

El tiempo generacional se calculo con la formula  $\tau = 2ut$ , los cálculos nos indican que la coalescencia entre poblaciones es del 200,769 años con un intervalo de 96,538 y 775,384 años.

Basado en la distribución de pares de bases (mismatch) cada uno de las estimaciones realizadas coincide con la distribución teórica de Poisson (Fig. 16). Los resultados entre el

modelo empírico y el simulado muestran una expansión de las poblaciones de *T. bottae* en la Península de Baja California.

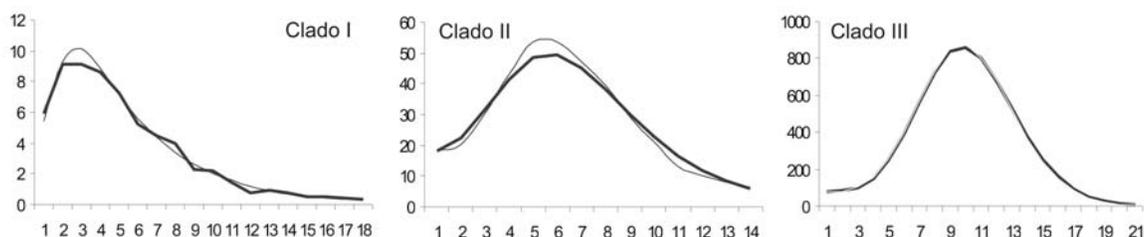


Figura 16. Se muestra la distribución de pares de bases, en el Clado I se observa que la población esta en equilibrio, el clado II y III demuestran una clara expansión poblacional.

### Discusión

Existe una gran controversia con respecto a la distribución de la fauna y la historia geológica de la península de Baja California. Sin embargo muchas de esas hipótesis están soportadas por una distribución hipotética de la fauna en donde existe una marcada interrupción en el flujo genético de las poblaciones dividiéndolas en dos partes que geográficamente se identifican como parte norte y sur de la península. Sin embargo, para comprender esto es necesario conocer la historia geológica y los procesos que han ocurrido en la Península. La península de Baja California se separó del continente por la apertura y desarrollo del Golfo de California durante el Neogeno hace 5.5-1.8 MA (Upton y Murphy, 1997; Riddle, *et al.*, 2000). En el Plioceno (3 MA) el Golfo de California se extiende en una transgresión marina hacia el norte en lo que se conoce como el Paso de San Gorgonio, en Riverside y el suroeste de Arizona (Grismer, 1994). Otro proceso muy significativo para la península fue el aislamiento de las poblaciones en la región del Cabo resultado de un canal marino en el istmo de La Paz hace 3 MA (Upton y Murphy 1997). El último proceso inferido

por el análisis de DNA mitocondrial en diferentes vertebrados demuestra que existió otra transgresión marina en la parte media de la península muy cerca de lo que hoy conocemos como el desierto del Vizcaíno que esta fechado de 1.6 -1.0 MA (Upton y Murphy, 1997; Grismer, 1994; Aguirre, 1999; Reginos, 2005; Recuero, 2006, Rodríguez-Robles y De Jesús-Esco, 2000; Lindell, 2006). Sin embargo, existe una gran carencia de evidencias fósiles que puedan soportar este ultimo evento (Murphy y Aguirre León, 2002). Por otra parte los datos paleontológicos resultado del estudio de invertebrados con concha así como, datos del proceso de sedimentación marina en el área de sugieren el canal marino se presento en el área de Santa Rosalía que hace  $7.1 \pm 0.05$  MA (Fig. 11--Holt, *et al.*, 2000). Usando sedimentos marinos y estudio de los basaltos sugieren que el canal marino se presento en el Mioceno tardío en el área de la Laguna de San Ignacio (Helens y Carreño 1999; Carreño y Helens, 2002). Estos datos coinciden con el tiempo de divergencia de cuatro especies de lagartijas. A finales del Plioceno ocurrieron muchos cambios climáticos que también pueden ser un factor que afecta la distribución de las especies y quizá esto también haya tenido un impacto en la biogeografía de las especies en la Península. Durante los ciclos climáticos del pleistoceno las especies se distribuían en zonas más mésicas y durante los cambios generados en los periodos interglaciares el proceso de aridificación aumentó y la distribución de especies en la península se realizó hacia las zonas áridas generadas (Recuero 2006; Taberlet *et al.*, 1998).

El tiempo de coalescencia calculado para *T. bottae* en la península de Baja California muestra una edad de 200,769 (96,538—775,384) similar a lo registrado por Álvarez-Castañeda y Patton (2004), en este estudio se reporta un tiempo de coalescencia entre las

poblaciones del sur de la península en 300,000 (217,000-462,000). El tiempo de coalescencia estimado para el clado III es de 360,692 (238,846 -- 471,307), y para parte media es de 158,076 (58,730 -- 459,884 ---Tabla.11). El promedio de el tiempo generacional en las tuzas es de un año (Álvarez-Castañeda y Patton, 2004). Si consideramos que al emplear la formula de coalescencia con los datos obtenidos en este estudio, el clado II es el más antiguo y si retomamos la fecha del evento de transgresión marina mas reciente que es el del canal marino en la zona del Vizcaíno, nuestros resultados tienen una diferencia de 528,000 años con respecto a la edad más reciente del canal estimada en 1 MA, por tal motivo se considera que el evento de transgresión no afecta la distribución de linajes de *T. bottae* en la parte media de la península.

Por otra parte al observar los tres linajes monofiléticos de *T. b. bottae* obtenidos con MP, ML e Inferencias Bayesianas (Figs. 11, 12, 13 )muestran tres grupos diferenciados y con una estructura geográfica definida, aunque hay algunas poblaciones como las de la parte central que podemos relacionarlas con el grupo del sur, sin embargo la separación de clados entre la parte norte y la parte sur de la península se observa de la misma forma que se ha documentado la interrupción genética debido al efecto vicariante ocurrido (canal marino del Vizcaíno), aunque algunos autores señalan que esta división entre clados e interrupción del flujo génico esta relacionada más con los procesos climáticos ocurridos en el Pleistoceno (Recuero, 2006).

Los haplotipos incluidos en el Clado I presentan una extensión que incluye haplotipos de las poblaciones del Sur de California y de la parte norte de Baja California, la vegetación en esta zona incluye algunos bosques de pino. El Clado II representado por haplotipos de la

parte norte de la península en la zona que se conoce como la región de California que incluye las Sierras de Juárez y San Pedro Mártir. Así mismo este clado incluye haplotipos de poblaciones que se encuentran al sur del Desierto del Vizcaíno y algunos de la parte norte. Los análisis filogenéticos demuestran que existen dos divisiones principales localizadas entre clados. La primera separación, relacionada con el evento geológico en el Plioceno y principios del Pleistoceno (canal marino Paso de San Gorgonio) ocurrió hace 3 MA coincide con la separación de linajes en otros vertebrados (Upton y Murphy, 1997; Grismer, 1994; Riddle *et al.*, 2000), geográficamente se relacionan a la parte norte de la península y el Sur de California. Sin embargo, este evento es más antiguo que la edad calculada para *T. bottae* en la península que apenas si tiene 0.5 MA. El segundo rompimiento o segunda división es entre la parte media y el sur de la península donde se ha relacionado en otros vertebrados con la presencia de un canal marino que dividió la península en dos partes datado de 1-1.8 MA.

Los resultados demuestran que *Thomomys* tiene una coalescencia muy reciente, por lo cual este evento tampoco explica la división entre norte y sur de la península observado en las tuzas, sin embargo una posible explicación es que el clado IIa tuvo un aislamiento y en un periodo reciente tuvo una expansión que le permitió llegar hasta las poblaciones que se representan en el Clado IIb. En el clado sur también podemos observar subclados donde se representantantes del Clado IIb a los haplotipos localizados al norte de la Laguna de San Ignacio, la cual hasta hoy puede ser una barrera que divide las poblaciones. Estudios moleculares con artrópodos, aves mamíferos y reptiles demuestran que la división genética que provocó el canal marino transpeninsular se localiza en la Laguna de San Ignacio (Gatenbein *et al.*, 2001; Lawlor *et al.*, 2002; Murphy y Aguirre- León, 2002; Riddle *et al.*,

2000; Zink *et al.*, 1997), mientras que de la misma manera se ha demostrado que en la parte sur existe una división genética localizada en el istmo de La Paz (Aguirre-León *et al.*, 1999).

Las relaciones entre los haplotipos son mejor entendidas visualizando la red de haplotipos. La red de haplotipos demuestra que existen haplotipos de diferentes orígenes filogenéticos con la misma distribución como se puede observar en el clado I y II, donde los haplotipos de las poblaciones de San Diego-Rumorosa (F), Laguna Juárez (G), Ojos Negros (I) se encuentran relacionados con las poblaciones del Sur de California (Fig. 12). Para el caso de el clado I y clado III se pueden observar que existe un haplotipo que se encuentra en las poblaciones de Laguna Juárez (G) y Guerrero Negro (U) cuya distancia es de aproximadamente 500 Km. Por otra parte en el caso del clado II que representa a la parte media y el clado III del sur; se encuentran los haplotipos de las poblaciones de Cataviña (R), San Fernando (Q) y San Matías (M) que geográficamente corresponderían a poblaciones de la región media en el Clado del Sur, este evento de coexistencia de haplotipos esta muy relacionado con la división genética de otros grupos hipotetizada en la parte media. Sin embargo, debido a que las poblaciones de *T. bottae* recientemente pasaron por un evento de coalescencia, podemos sugerir que hay una expansión y contracción de la especie como lo había descrito (Álvarez-Castaneda y Patton, 2004). Por otra parte la red de haplotipos nos muestra que la región del sur es muy variable y esto indica que la población es relativamente reciente (Fig. 15), ya que existe un número unitario entre la mayoría de los haplotipos de esta región. Lo cual tiene como posible explicación que los individuos de que presentan estos haplotipos son tan jóvenes que aun no podemos detectar su migración o expansión más allá del área geográfica donde se generaron los nuevos haplotipos (Freeland, 2005). Este

fenómeno relacionado con las migraciones de los individuos, se ha reflejado en codornices y otras pequeñas aves, ya que se ha demostrado que las poblaciones del Sur son muy variables, lo cual tiene una relación con las migraciones recientes de Norte a Sur por lo cual las poblaciones presentan una alta variación en las zona sureñas que en el norte (Zink *et al.*, 1987, 2002).

Dentro de las consideraciones que se deben tomar en cuenta al interpretar la red de haplotipos podemos observar que el haplotipo más abundante y por lo tanto más antiguo esta representado en las poblaciones del norte de la península de Baja California (Fig.14 Apéndice III), lo cual nos permite inferir que los haplotipos se dispersaron de Norte a Sur, esto implica que las poblaciones no pudieron ser afectadas por el efecto vicariante del canal marino en la parte media, debido a que las poblaciones del sur tienen son más recientes que el canal marino y se ha documentado que desde hace un millón de años la estructura de la península es la misma que se conoce actualmente (Grismer, 2001).

Los resultados de la prueba de neutralidad son los siguientes para *T. bottae*  $F_u$  (-28.87) y  $D$  Tajima (-0.64), lo cual puede ser interpretado como una expansión el mismo caso se tiene para los Clados II y III. Sin embargo, para el Clado I los valores son menores y al observar las graficas de la distribución de las diferencias entre las bases el modelo generado demuestra que existe una estabilidad en este grupo, resultados similares se han encontrado en otros vertebrados (Recuero, 2006). Esto indica que posiblemente la población este pasando por un equilibrio, por otra parte las graficas de los grupos II y III demuestran una clara expansión, por lo que existe un flujo genético continuo dentro de las poblaciones (Fig. 16).

El análisis de varianza realizado para los tres grupos muestra una varianza del (64.9%), mayor que las diferencias dentro de las poblaciones. Lo que significa que los grupos son significativamente ( $P < 0.05$ ) diferentes. Aunque en otros estudios se ha demostrado que la variación entre las poblaciones del sur es mayor dentro de las poblaciones (Álvarez Castañeda y Patton, 2004; Trujano-Alvarez y Álvarez Castañeda, 2007), cuando se aumenta la muestra poblacional los resultados son que la diferencia dentro de las poblaciones es menor.

#### **Taxonomía del grupo.**

La especie *Thomomys bottae* presenta una elevada plasticidad fenotípica, por lo que se han identificado un gran número de unidades subespecíficas, sin embargo, estas nominaciones se han realizado con base en características morfológicas. En este estudio al comparar las distancias genéticas obtenidas con el Índice de Kimura se observa que la divergencia dentro de las unidades identificadas (Clados) es menor al 2%. Sin embargo para los subclados IIIa y IIIb la distancia es de 2.4% (Tabla. 10), este resultado se debe tomar con cautela, aunque existe una separación de las poblaciones que pertenecen a estos subclados por una barrera geográfica (Laguna de San Ignacio), lo cual facilita la interrupción del flujo genético. Se considera que la distancia genética  $< 2\%$  son indicativos de una variación intraespecífica, mientras que los valores entre 2 y 11% se consideran como poblaciones conespecíficas o de especies válidas, mientras que valores  $> 11\%$  indican especies diferentes (Bradley Baker, 2001).

Por lo tanto para la especie *T. bottae* de Baja California se reporta una variación infraespecífica entre sus poblaciones, y se identifica que las poblaciones del grupo *bottae* de

California son una especie diferente a *T. bottae* de la península. Los estudios realizados en variación morfológica y genética con las poblaciones del Sur de la península de Baja California (Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda 2007; Ríos y Álvarez-Castañeda, 2007) demuestran la existencia de una unidad subespecífica en esta zona, con base en el concepto de subespecie propuesto por Lidicker (1962), por lo tanto los resultados de ambos trabajos consideramos únicamente cuatro subespecies para península de Baja California *T. b. altivallis*, *T. b. nigricans*, *T. b. russeolus*, y *T. b. anitae*.

## Conclusión

Al evaluar a un nivel genético las poblaciones de *T. bottae* en la península podemos identificar que los eventos geológicos que han ocurrido, no demuestran un efecto directo en la estructura genética de estas poblaciones, debido a que la edad de coalescencia de la especie es menor al tiempo que, se ha hipotetizado han ocurrido estos eventos por lo que en este trabajo se proponen tres diferentes hipótesis arrojadas después de los resultados de este estudio y que pueden ser cuestionadas en un futuro:

a) Los eventos de vicarianza ocurrieron en un periodo muy reciente al actualmente fechado.

b) El reloj molecular de *T. bottae* puede ser diferente al de las especies que se han utilizado para comprobar las hipótesis de vicarianza.

c) La distribución de la especie puede ser afectada por otros procesos diferentes a la vicarianza. Sin embargo, el flujo genético se interrumpe en los mismos sitios donde se propone existieron las barreras con otros vertebrados, por esta razón se debe estudiar con más a detalle estos puntos de rompimiento genético, implementado diferentes marcadores y desde diferentes disciplinas biológicas que nos den un panorama más acertado de lo que ocurre en estas zonas.

Taxonómicamente se reconocen cuatro subespecies para *T. bottae* en su área de distribución. *T. b. altivallis* para la parte Sur de California, *T. b. nigricans* para el norte del Vizcaíno y la parte serrana del Norte de la península hasta el límite con California, *T. b. russeolus* para la región del Vizcaíno y el límite se encuentra en la Laguna de San Ignacio y *T. b. anitae* para la región sur del La Laguna de San Ignacio hasta la región del Cabo.

## VI

### Discusión general

La Filogeografía y la genética de poblaciones nos permiten inferir el proceso por el cual un grupo de organismos comparte una historia común y los factores que afectan esta historia a lo largo de su evolución (Avice, 2000, Templeton, 2001). El estudio de las relaciones genealógicas entre los organismos está dirigida a estimar un ancestro común e identifican unidades taxonómicas distintas con base en las relaciones de parentesco que se presentan en los organismos.

Como un primer punto de discusión en este trabajo abordaremos las cuestiones taxonómicas del grupo de poblaciones de *T. bottae* distribuidas en las tierras bajas de Baja California Sur.

Se reconoce que antiguamente cuando se describieron los primeros ejemplares de *T. bottae* en las diversas zonas de la península, se recolectaban pocos ejemplares en una área muy restringida y en ocasiones los ejemplares colectados no eran adultos (Patton, 1999). Con base en las colectas realizadas en este estudio las poblaciones están presentes en regiones donde antes no se tenían registradas por lo que se llega a ampliar el registro de *T. bottae* s en la península de Baja California.

La plasticidad fenotípica que presenta *T. bottae* es muy alta, sin embargo para el caso de las tierras bajas el empleo de un índice taxonómico de similitud nos muestran que no hay una amplia diferencia entre las medidas craneales de las poblaciones adyacentes, esto implica que existe una elevada similitud entre las poblaciones que se encuentran geográficamente

cercanas (Ej. El Triunfo y La Paz). Si bien, las unidades subespecíficas de *T. bottae* están basadas en una variación morfológica como color del pelaje y características craneales, así como localización geográfica (Hall, 1981; Patton, 1999). Las poblaciones analizadas en el presente trabajo pertenecen nominalmente a seis subespecies. Sin embargo, los análisis con el índice taxonómico no permiten observar un agrupamiento geográfico que identifiquen una fácil separación de las unidades infraespecíficas.

Para el caso del análisis cráneométrico relacionado con la latitud, se observa que no hay una diferencia significativa entre las poblaciones, que nos permita considerarlas como unidades infraespecíficas diferentes (Trujano-Alvarez y Álvarez-Castañeda, 2007). En algunos estudios en California se han enfocado a identificar alguna estructura morfológica en las subespecies que este relacionada con una zona geográfica específica, y de esta manera considerarlas como unidades evolutivas independientes (Smith y Patton, 1988). Para el caso de las poblaciones distribuidas en las tierras bajas en Baja California Sur, no podemos encontrar ese patrón porque son muy similares.

Otra característica morfológica importante es la coloración; para el caso de las tuzas del sur de la península no se encontró una diferencia que nos ayude a discernir entre poblaciones, aunque se ha mencionado que entre las tuzas la coloración en general se encuentra en un gradiente de oscuro en las zonas donde el suelo es muy húmedo y claro (de gris a blanco) en zonas arenosas (Patton, 1999). *T. bottae* en Baja California Sur tiene colores similares a la coloración del hábitat donde se encuentran, como suelos arenosos de textura media gruesa con una capa superficial de color claro (INEGI, 1995), lo que concuerda con que existe una relación entre el color de suelo y el de los individuos que habitan estos como

una adaptación antipredatoria (Kruppa y Geluso, 2000), además otra adaptación es que los colores pálidos los presentan especies que habitan el desierto, y funcionalmente se le ha considerado porque es un color que permite reflejar la luz en ambientes muy calientes como las áreas desérticas (Caro, 2005). Aunque este fenómeno no se ha reportado para otras especies de tuzas como las del género *Orthogeomys*, ya que en ese caso se considera que es un proceso estocásticos que afecta a la población (Hafner *et al.*, 1987). El hábitat y los procesos adaptativos pueden ser las causas de las coloraciones registradas para la población de Guerrero Negro, que presenta colores más claros (Munsell, 1975), lo anterior coincide con el tipo de hábitat donde se encuentra esta población, ya que son suelos arenosos y de color claro más claros que los del Sur (INEGI, 1995). Esta diferencia en color la hace diferente a las demás poblaciones estudiadas lo que nos lleva a inferir que esta característica puede ayudar a clasificarla como una población diferente, así lo demostraron los análisis estadísticos presentados en la parte I de esta tesis con esto se corrobora que la subespecie a la que pertenecen los ejemplares de esta población mantienen una relación estrecha con la presión ambiental, y puede ser identificada como una unidad subespecífica diferente a las demás poblaciones.

Con base en los resultados filogenéticos se puede describir una monofilia muy bien definida para los ejemplares de las poblaciones colectadas en las tierras bajas, desde el sur del Desierto del Vizcaíno hasta la región del Cabo, lo que se puede atribuir a una consecuencia directa de la existencia de un flujo genético continuo en esta amplia región lo cual coincide con lo registrado por (Álvarez-Castañeda y Patton, 2004). Aunque hay que

considerar que la monofilia no necesariamente es el resultado de flujo continuo, sino que puede ser derivado de un origen común de las poblaciones,

De acuerdo con Bradley y Baker (2001), se considera que específicamente los valores de distancia genética para la identificación taxonómica de mamíferos menores al 2% son indicativos de una variación intraespecífica, mientras que los valores entre 2 y 11% se consideran con una elevada probabilidad poblaciones conespecíficas o de especies válidas, mientras que valores mayores al 11% indican especies diferentes. Según los resultados obtenidos con el índice de distancia Kimura dos parámetros, podemos identificar que la mayor distancia genética se registra entre Francisco Villa (localizado al sur del desierto del Vizcaíno y Guerrero Negro (3.8 %)). Sin embargo estas poblaciones se encuentran geográficamente muy cercanas, a este respecto Álvarez-Castañeda y Patton (2004) proponen que entre las tuzas existe un periodo en donde las poblaciones son muy abundantes y pueden llegar a tener contacto con las poblaciones vecinas, presentando flujo genético, sin embargo estas poblaciones mantienen una relación coespecífica (Bradley y Baker, 2001). El promedio de distancia genética entre las poblaciones analizadas de zonas bajas de Baja California Sur tiene una diferencia interpoblacional de 0.1563 (15 %), con respecto a las poblaciones estudiadas por Álvarez-Castañeda y Patton (2004) las cuales presentaron 1.7%. de diferencia. Con base en estos resultados se reconocen como válidas a *T. b. anitae* y *T. b. russeolus*, proponiendo una reducción de subespecies nominales en la Región de las tierras Bajas de Baja California.

Al abordar las cuestiones a un nivel más amplio y considerando las inferencias filogeográficas con otras especies de vertebrados en la península en lo siguiente se realiza un

análisis de la distribución de los linajes de *Thomomys bottae* en la península y su relación con la historia geológica en la misma.

La presencia y distribución de la biota en la península de Baja California esta altamente relacionado con los factores geológicos que ha sufrido la misma, a partir de esta estrecha relación se han hipotetizado diversos modelos que pretenden dar sugerir una explicación a la distribución de la fauna en la península

La mayoría de las hipótesis están soportadas por una distribución hipotética de la fauna en donde existe una marcada interrupción en el flujo genético de las poblaciones dividiéndolas en dos partes que geográficamente se identifican como parte norte y sur de la península. La historia geológica y los procesos que han ocurrido en la península se dividen en 1) Separación de la península del continente datado en 5.5-1.8 MA (Upton y Murphy, 1997; Riddle *et al.*, 2004). 2) Transgresión marina del Golfo de California en la porción norte de la península en lo que se conoce como el Paso de San Gorgonio en Riverside y el suroeste de Arizona fechado hace 3 MA (Grismer, 1994). 3) Otro proceso muy significativo para la península fue el aislamiento de las poblaciones en la región del Cabo resultado de un canal marino en el istmo de La Paz hace 3 MA (Upton y Murphy, 1997; Aguirre 2006). 4) El último proceso inferido por el análisis filogenéticos en diferentes vertebrados demuestra que existió otra introgresión marina en la parte media de la península muy cerca de lo que hoy conocemos como el desierto del Vizcaíno que esta fechado de 1.6 -1.0 Ma (Upton y Murphy, 1997; Grismer, 1994; Aguirre, 1999; Rodríguez-Robles y De Jesús-Esco, 2000; Reginos, 2005; Recuero, 2006, Lindell *et al.*, 2006). Sin embargo, existe una gran carencia de evidencias fósiles que puedan soportar este ultimo evento (Murphy y Aguirre León, 2002).

Existe para este evento diferentes propuestas del origen de este fenómeno. Los estudios con sedimentos marinos y basaltos en esta zona geográfica, sugieren que el canal marino se presentó en el Mioceno tardío en el área de la Laguna de San Ignacio (Helens y Carreño, 1999; Carreño y Helens, 2002). Estos datos coinciden con el tiempo de divergencia de otros vertebrados (Zamudio y Greene, 1997). Como otra sugerencia al entendimiento de la distribución de especies en la península están los cambios climáticos que ocurrieron en el Plioceno, ya que durante este periodo los organismos ocupan ambientes más húmedos que con la aridificación posterior las distribuciones se dirigen hacia los nuevos ambientes áridos (Recuero, 2006; Taberlet *et al.*, 1998).

Con los resultados obtenidos para *T. bottae* y con base en los análisis filogenéticos y la inferencia Bayesiana hay tres grupos diferenciados y con una estructura geográfica definida. La separación de clados entre la parte norte y sur de la península se observa de la misma forma que se ha documentado la interrupción genética de algunas poblaciones de vertebrados, debido al efecto vicariante ocurrido (canal marino del Vizcaíno).

Aunque la división entre grupos coincide con los eventos vicariantes, el tiempo de coalescencia calculado para *Thomomys bottae* en la península de Baja California muestra una edad de 200,769 (96,538 -- 775,384) similar a lo registrado por Álvarez-Castañeda y Patton (2004), en este estudio se reporta un tiempo de coalescencia entre las poblaciones del sur de la península en 300,000 (217,000 -- 462,000). Mientras que la coalescencia estimada para el clado III es de 360,692 (238,846 -- 471,307), y para la parte media es de 158,076 (58,730 -- 459,884). Si consideramos que en este estudio el cálculo realizado para el más antiguo de los grupos es de 471,307 años, si retomamos la fecha del evento de transgresión marina más

reciente que es el del canal marino en la zona del Vizcaíno, nuestros resultados tienen una diferencia de 528,000 años con respecto a la edad del canal estimada en 1 MA, por tal motivo se considera que el evento de transgresión no afectó la distribución de linajes de *T. bottae* en la parte media de la península.

Las relaciones filogenéticas a escala poblacional son mejor visualizadas si se consideran a los haplotipos presentes en la población, por lo que la red de haplotipos nos ofrece un panorama en tiempo y espacio para poder visualizar el proceso de variación entre poblaciones. La red de haplotipos demuestra que existen haplotipos de diferentes orígenes filogenéticos con la misma distribución ejemplo de esto lo representan las poblaciones de San Diego-Rumorosa (F), Laguna Juárez (G), Ojos Negros (I), ya que se encuentran relacionadas con haplotipos de las poblaciones del Sur de California. Por otra parte se encontraron haplotipos en regiones geográficamente distantes pero relacionadas genéticamente como es el caso de las poblaciones de Cataviña (R), San Fernando (Q) y San Matías (M) que geográficamente corresponderían a poblaciones de la región media, pero su relación es con el Clado del Sur se observa en la red de haplotipos, esta coexistencia de haplotipos está muy relacionada con la posible interrupción del flujo genético. Sin embargo, debido a que las poblaciones de *T. bottae* recientemente divergieron podemos sugerir que hay una expansión y contracción de la especie como lo había descrito (Álvarez-Castañeda y Patton, 2004). Por otra parte la red de haplotipos muestra que las poblaciones de la región del sur son muy variables y esto indica que la población es relativamente reciente, ya que existe un número unitario entre la mayoría de los haplotipos de esta región, la posible explicación de que los individuos que presentan estos haplotipos son tan jóvenes que aun no podemos

detectar su migración o expansión más allá del área geográfica donde se generaron los nuevos haplotipos (Freeland, 2005). El haplotipo más antiguo está representado en las poblaciones del norte de la península de California, posiblemente la dispersión de individuos se ha realizado de Norte a Sur. Este hecho nos permite hipotetizar que las poblaciones de *T. bottae* tuvieron una migración muy reciente y no fueron afectadas por los eventos de vicarianza, ya que se ha documentado que desde hace un millón de años la estructura de la península es la misma que se conoce actualmente (Grismer, 2001). Con los resultados de la prueba de neutralidad para cada una de las poblaciones, se observa la reciente coalescencia en la península y un proceso que está afectando a las poblaciones interpretado como una expansión, sin embargo existe una excepción encontrada para las poblaciones del Norte, al parecer esta población se observa en un equilibrio, los niveles bajos obtenidos con la prueba de Fu y Tajima presentados en este grupo y la gráfica obtenida a partir de la diferencia de bases sugieren una distribución diferente a la de Poisson relacionada con las poblaciones en expansión.

La variación entre las poblaciones del sur es mayor dentro de las poblaciones (Álvarez-Castañeda y Patton, 2004; Trujano-Alvarez y Álvarez-Castañeda, 2007), sin embargo en este estudio se aumentó la muestra poblacional y la variación intrapoblacional es menor.

#### **Taxonomía del grupo.**

De manera general existe una diferencia mayor al 16 % entre los especímenes del sur de California que pertenecen al grupo *bottae*, así como de los ejemplares del sur de California y de Baja California, considerando los porcentajes de diferencia a nivel específico

señalados por Bradley y Baker (2001) se pueden considerar como una especie diferente de *T. bottae*, ya que estos resultados son similares a los encontrados en la revisión taxonómica del complejo umbrinus-bottae por Álvarez-Castañeda (en prensa). Estudios realizados con el género *Cratogeomys*, se reconoce una variación específica en este género con un 11.07% (Haffner, 1987)

Por otra parte con base en el concepto propuesto por Lidicker (1962), y de acuerdo con los estudios realizados en variación morfológica y genética con las poblaciones del Sur de la península de Baja California (Trujano-Álvarez y Álvarez-Castañeda 2007, Ríos y Álvarez-Castañeda 2007) se consideran cuatro subespecies nominales para el sur de California y la península de Baja California *T. b. altivalis*, *T. b. nigricans* *T. b. russeolus* *T. b. anita*.

## VII

### Conclusión

**Determinar la variación morfológica y genética entre las poblaciones de *Thomomys bottae* distribuidas en Baja California Sur.**

Se concluye que existen 2 grupos bien definidos que presentan una variación morfológica y genética el primero lo constituyen las poblaciones localizadas desde el Sur de la Laguna de San Ignacio hasta la región del Cabo incluyendo la sierra de La Laguna. El segundo incluye las poblaciones localizadas al Norte de la laguna de San Ignacio en la región de Vizcaíno.

La variación morfológica es diferente, sin embargo existe una mayor variación a nivel intrapoblacional, que interpoblacional. Genotípicamente las poblaciones del Desierto del Vizcaíno varían con relación a las poblaciones localizadas al sur.

**Inferencia de las relaciones filogenéticas de las poblaciones de *Thomomys bottae* en Baja California Sur.**

Las relaciones entre las poblaciones de *Thomomys bottae* en Baja California Sur. Se asocian a dos unidades monofiléticas, la primera agrupa a las poblaciones al sur de La laguna de San Ignacio y el segundo a las del Norte de la misma zona.

**Validez taxonómica de las subespecies de *Thomomys bottae* distribuidas en Baja California Sur.**

Se identificaron dos unidades subespecíficas con base en la variación morfológica y genética, estas unidades son: *Thomomys bottae anitae*, como subespecie putativa de las poblaciones localizadas en las tierras bajas de Baja California Sur, desde el Sur de La laguna

de San Ignacio hasta la región del Cabo. *Thomomys bottae russeolus*, subespecie putativa de las poblaciones de Guerrero Negro incluyendo la región del Vizcaíno.

**Inferir las relaciones filogenéticas existentes entre las poblaciones de la especie *Thomomys bottae* en la Península de Baja California.**

Se identificaron tres grupos monofileticos para las poblaciones de *Thomomys bottae* en la Península de Baja California, estos tres grupos se encuentran geográficamente diferenciados el primero en el Sur de California, el segundo en la parte Media-Norte de la península, y el tercero en el sur.

**Evaluación de la estructura genética de *Thomomys bottae* en la península de Baja California.**

La estructura genética de *T. bottae* indica que las poblaciones en la península son recientes, y se encuentran en un proceso de expansión poblacional, mecanismo por el cual existe una dispersión de la información genética a lo largo de la distribución de la especie.

**Identificar si los efectos vicariantes generados por los procesos geológicos que ha sufrido la península han afectado la estructura genética de *Thomomys bottae***

Al evaluar a un nivel genético las poblaciones de *T. bottae* en la península podemos identificar que los eventos geológicos que han ocurrido no demuestran un efecto directo en la estructura genética de estas poblaciones, debido a que la edad de coalescencia de la especie dentro de la península es menor al tiempo que se ha hipotetizado han ocurrido los eventos vicariantes. Sin embargo a pesar de la reciente coalescencia de la especie en la península se observaron rompimientos genéticos en los sitios donde existió una barrera geográfica. La

posible causa de esta interrupción hasta ahora es desconocida, lo cual implica un estudio más intenso y con otros métodos moleculares y ecológicos en estas zonas.

**Reconocer la validez taxonómica de las unidades infraespecíficas de *Thomomys bottae* distribuidas en la península de Baja California**

Las implicaciones taxonómicas resultado de la evaluación tanto la variación genética, relaciones de filogenia y la estructura poblacional de *T. bottae* se reconoce que existen cuatro subespecies putativas *T. b. altivallis* para la parte Sur de California, *T. b. nigricans* para el norte del Vizcaíno y la parte serrana del Norte de la Península hasta el límite con California, *T. b. russeolus* para la región del Vizcaíno y hasta la Laguna de San Ignacio por último se considera a *T. b. anitae* para la región sur del La Laguna de San Ignacio hasta la región del Cabo.

## VIII

### Literatura Citada

- Aguirre-Leon, G. L., D. J. Morafka., y R.W. Murphy. 1999. The peninsular archipelago of Baja California: a thousand kilometers of tree lizard genetics. *Herpetologica*. 55: 369– 381.
- Allen, J. A. 1898. Description of new mammals from western Mexico and Lower California. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 10:143--158.
- Allen, J. A. 1898. Description of new mammals from western Mexico and Lower California. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 10:143--158.
- Alvarez-Castañeda, S. T., C. Salinas-Zavala., y F. de Lachica. 1995. Análisis Biogeográfico del Noroeste de México con énfasis en la variación climática y mastozoológica. *Act. Zool. Mex.* 66:59-86.
- Alvarez-Castañeda, S. T., y J. L. Patton. 2004. Geographic genetic architecture of pocket gopher (*Thomomys bottae*) populations in Baja California, Mexico. *Mol. Ecol.* 13:2287-2301.
- Avise, J. C. 1994. *Molecular Marker, Natural History and Evolution*. Chapman & Hall. 511 pp.
- Avise, J. C. 2000. *Phylogeography the History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- Bertorelle, G. y M. Slatkin. 1995. The number of segregating sites in expanding human populations, with implications of estimates of demographic parameters. *Mol. Biol. Evol.* 12:887-892.
- Bradley, R., y R. Baker. 2001. A test of genetic species concept: cytochrome-b sequence and mammals. *J. Mammal.* 82:960-973.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in Plants. *Adv. Genetics*, 13, 115-155.
- Brooks, D. R., y D. A. McLennan. 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior*. Univ. of Chicago Press, Chicago, IL.
- Brown, W.L., Jr., y E. O. Wilson. 1954. The case against the trinomen. *Sys. Zool.* 3:174-176.
- Burt, W. H. 1940. A new pocket gopher from Lower California, Mexico. *Occas. papers Mus. Zool. Univ. Mi.* 424:1--3.
- Bush, C. D., D. Antinuchi., J. C. del Valle, M. J Kittlein, A. I Malitzia, A. I. Vasallo., y R. R. Zenuto. 2000. Population Ecology of subterranean rodents. En: *Life Underground: the Biology of Subterranean Rodents*. Lacey EA, Patton JL, Cameron GN (Eds.). pp. 301–331. University of Chicago Press, Chicago
- Caro, T. 2005. The adaptative significance of coloration in Mammals. *BioScience*. 55:125-136
- Carraway, L. N., y B. J Verts. 2002. Geographic variation pelage color of piñon mice (*Peromyscus truei*) in the northern great basin and environs. *West. Nor. Ame. Nat.* 62:458-465.

- Carreño, A. L., y J. Helenes. 2002. Geology and ages of the islands. En: Case, T.J., Cody, M.L., Ezcurra, E. (Eds.), *A New Island Biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University Press, New York, pp. 14–40.
- Chase, J. D., W. E. Howard y J. J. Rosenbury. 1982. Pocket Gophers (Geomyidae) En Chapman JA, Feldhammer (Eds) *Wild Mammals of North America*, pp 239-255. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Clement, M., D. Posada, y K. A. Crandall. 2000. TSC: a computer program to estimate gene geneologies. *Mol. Ecol.* 9:1657-1659.
- Daly, J. C., y J. L. Patton. 1986. Growth, reproduction and sexual dimorphism in *Thomomys bottae* Pocket gophers. *J. Mammal.* 67:256-265
- De Walt, T. S., P. D. Sudman., M. S. Hafner., y S. K. Davis. 1993. Phylogenetic relationships of pocket gophers (*Cratogeomys* and *Pappogeomys*) based on mitochondrial DNA cytochrome b sequences. *Mol. Phylogeol. Evol.* 2:193-204.
- Felsestein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using bootstrap. *Evolution.* 39:783-791.
- Fjeldsa, J. 1985. Subspecies recognition in ornithology: History and the current rationale. *Fauna Norv. Ser. C. Cinclus*, 8:57-63.
- Freeland, J. 2005. *Molecular Ecology*. John Wiley & Sons Ltd. England 388 p
- Fu, Y-X .1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics.* 147:915-925.
- Gantenbein, B., V. Fet., y M. D. Barker. 2001. Mitochondrial DNA reveals a deep, divergent phylogeny in *Centruroides exilicauda* (Wood, 1863) (Scorpiones: Buthidae). En: Fet,

- V., Selden, P.A. (Eds.), Scorpions 2001. In Memoriam Gary A. Polis. British Arachnological Society, Burnham Beeches, pp. 235–244
- Grismer, L. 1994. The origin and evolution of the peninsular herpetofauna of Baja California México. *Herp. Nat. His.* 2(1):51-106.
- Grismer, L. 2001. Evolutionary biogeography on Mexico's Baja California peninsula: A synthesis of molecules and historical geology. *Proc. Nat. Ac Sci.* 14017-14018.
- Hafner, M. S., J. C. Hafner., y D. J. Hafner. 1987. Geographic distribution of two Costa Rican species of *Orthogeomys*, with comments on dorsal pelage markings in Geomyidae. *Outhwestern Nat.* 32:5-11.
- Hafner, D. J., y B. Riddle. 1997. Biogeography of Baja California Peninsular Desert Mammals. *Spec. Pub. Mus. Southwestern Biol.* 3:39-68.
- Hall , E. R., y K. R. Kelson. 1959. *The Mammals of North America.* Ronald Press Co., New York, 1:1-546.
- Hall, E. R. 1981. *The Mammals of North America.* Ronald press Co. New York, 1:1-546.
- Hadly, E. A. 1997. Evolutionary and ecological response of pocket gophers (*Thomomys talpoides*) to late-Holocene climatic change. *Biol J. Linn . Soc.* 60:277--296.
- Hasegawa, M., K. Kishino, y T. Yano. 1985. Dating the human-ape splitting by molecular of mitochondrial DNA. *J. Mol. Evol.* 22:160--174.
- Helene, J., y A. L. Carreño. 1999. Neogene sedimentary evolution of Baja California in relation to regional tectonics. *J.S. Amer. Earth Sci.* 12, 589–605.

- Hillis, D. M., B. K. Mable., y C. Moritz. 1996. Applications of molecular systematics: the state of the Weld and a look to the future. En: Hillis, D.M., Moritz, C., Mable, B.K. (Eds.), *Molecular Systematics*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, pp. 515–543
- Hoffmeister. D. F. 1956. Mammals of the Graham (Pinaleño) Mountains, Arizona. *Am. Mid. Nat.* 55:257-278.
- Hoffmeister. D. F. 1986. *Mammals of Arizona*. Univ. Arizona Press. Tucson. Pp 602.
- Holt, J. W., E. W. Holt y J. M. Stock. 2000. An age constraint on Gulf of California rifting from The Santa Rosalía basin, Baja California Sur, Mexico. *Geol. Soc. Am. Bull.* 112: 540–549.
- Huey, L. M. 1964. The mammals of Baja California. México. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.* 13:85-168.
- Huelsenbeck, J. P., y F. Ronquist. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics.* 17, 754–755.
- INEGI. 1995. *Síntesis Geográfica de Baja California Sur*. INEGI. México. pp33-41.
- Ingles, L. G. 1950. Pigmental variations in populations of pocket gophers. *Evolution* 4:353--357.
- Jolley, W. T., R. L. Honeycutt., y R. D. Bradley. 2000. Phylogenetic relationships of pocket gophers (Genus *Geomys*) Based on the mitochondrial 12sRNA gene. *J. Mammal.* 81:1025-1034.
- Jones, C. A., y C. N. Braxter 2004. *Thomomys bottae* Mammalian Species. 742:1-14.
- Kimura, M., y G. H. Weiss. 1964. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics* 49:561–576.

- Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitution through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.* 16:111-120.
- Kishino, H., y M. Hasegawa. 1989. Evaluation of the maximum likelihood estimate of the evolutionary tree topologies from DNA sequence data, and the branching order in Hominoidea. *J. Mol. Evol.* 29: 170-179.
- Krupa, J. J., y K. N. Geluso. 2000. Matching the color of excavated soil: cryptic coloration in the plains pocket gopher (*Geomys bursarius*). *J. Mammal.* 81:86-96.
- Lawlor, T.E., D. J. Hafner., P. Stapp., B. R. Riddle., y S. T. Alvarez-Castañeda. 2002. The mammals. En: Case, T.J., Cody, M.L., Ezcurra, E (Eds.), *A New Island Biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University Press, New York, pp. 326–361.
- Lidicker, W. Z. Jr. 1962. The nature of subspecies boundaries in a desert rodent and its implications for subspecies taxonomy. *Sys. Zool.* 4:160--171.
- Lindell, J., F. R., y R. W. Méndez-de la Cruz. 2006. Murphy. Deep genealogical history without population differentiation: Discordance between mtDNA and allozyme divergence in the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*). *Mol. Phylogene. Evol.* 36:682–694
- Mayr, E. 1963. *Especies animales y evolución*. Ediciones Ariel. España. 808 pp.
- , 1969. *Principles of systematic zoology*. Mc Graw-Hill Book. Co.Inc, New York. 428 pp
- , 1982. Of what use of subspecies? *Auk.* 99, 593-595.
- Munsell. 1975. *Soil color chart*. Kollormogen Corportion. Baltimore. U. S. A. 15

- Murphy, R. W. 1983. The reptiles: Origin and evolution in: Island Biogeography in the Sea Cortez ( Ed: T.J. Case y M. L. Cody) 130-158. Berkeley: University of California Press.
- Murphy, R. W., y G. Aguirre-León. 2002. The nonavian reptiles. Origins and evolution. En: Case, T.D., Cody, M.L., Ezcurra, E. (Eds.), A New Island Biogeography of the Sea of Cortez. Oxford University Press, NY, pp. 181–220.
- Nelson, E. W., and E. A. Goldman. 1909. Eleven new mammals from Lower California. Proc. Biol. Soc. .Was. 22:23—28
- Nylander, J. A. A., F. Ronquist., J. P. Huelsenbeck., y J. L. Nieves-Aldrey. 2004. Bayesian Phylogenetic analysis of combined data. Sys Biol. 53, 47–67
- Ortlieb, L., y B. Colletta. 1984. Sintesis cronoestratigrafica sobre el neogeno y el cuaternario marino de la cuenca de Santa Rosalia, BajaCalifornia Sur, Mexico. En: Malpica-Cruz, V., Celis-Gutiérrez, S.,Guerrero García, J., Ortlieb, L. (Eds.), Neotectonics and Sea Level Variations in the Gulf of California Area, A Symposium. Instituto de Geología, UNAM, Mexico City, pp. 241–268
- Pakes, K. C. 1982. Subspecific taxonomy: unfashionable does not mean irrelevant. Auk 99:596-298.
- Patton, J. L., y R. E. Dingman. 1968. Chromosome studies of pocket gophers, genus *Thomomys*. The specific status of *Thomomys umbrinus* (Richardson) in Arizona. J. Mamal. 49:1-13.
- Patton, J. L., R. K. Selander., y M. F. Smith. 1972. Genetic variation in hybridizing populations of gopher (genus *Thomomys*). Sys. Zool. 21:263-270.

- Patton, J. L., y S. Y. Yang. 1977. Genetic variation in *Thomomys bottae* pocket gophers: Macrogeographic patterns. *Evolution*. 31:697-790
- Patton, J. L. 1973. An analysis of natural hybridization between two pocket gophers *Thomomys bottae* and *Thomomys umbrinus* (Richardson) in Arizona. *J. Mammal.* 49:1-13
- Patton, J. L., J.C. Hafner., M. S. Hafner., y M. F. Smith.1979. Hybrid zones of *Thomomys bottae* pocket gophers:genetic, phenetic and ecologic concordance patterns. *Evolution*. 33:860-876.
- Patton, J. L., y J. H. Feder. 1981. Microspatial genetics heterogeneity in pocket gophers: non-random breeding and drift. *Evolution*. 43:12-30
- Patton, J. L., y M. F. Smith. 1990. The evolution dynamics of the Pocket gopher *Thomomys bottae* with emphasis on California populations. *Univ. California Publ. Zool.*, 123,1-161.
- Patton, J. L. 1999. Family Geomyidae. En *Mamíferos del Noroeste de México* (Alvarez Castañeda S. T., y J. L. Patton. (Eds). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Pp. 321-350
- Posada, D., y K. A. Crandall. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*. 14: 817-818.
- Posada, D., y K. A.Crandall. 2001. Intraespecific gene genealogiesÑtrees grafting into networks. *Trends. Ecol. Evol.* 16:32-45

- Ramirez- Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales., y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Act. Zool. Mex.* 21:1 21-82.
- Reichman, O. J., T. G. Whitman., y G. A. Ruffner. 1982. Adaptive geometric and burrow spacing in two pocket gopher populations. *Ecology.* 63:687-95.
- Recuero, E., I. Martínez-Solano., G. Parra-Olea., y M. García-París. 2006. Phylogeography of *Pseudacris regilla* (Anura: Hylidae) in western North America, with a proposal for a new taxonomic rearrangement. *Mol. Phyl Evol.* 39:293–304.
- Rohlf, F. J. 1997. NTSYS-PC. Numerical taxonomy and multivariate analysis. System. Ver. 2.02. Exter LTD, Setauket, NY, USA.
- Rogers, A. R., y H. Harpending, 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Mol. Ecol. Evol.* 552-569.
- Riginos. C. 2005. Cryptic vicariance in gulf of california fishes parallels vicariant patterns found in baja california mammals and reptiles. *Evolution.* 59(12) 2678–2690
- Riddle, B. R., D. J. Hafner., L. F. Alexander, y J. R. Jeager. 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California peninsular desert biota. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97:14438-14443.
- Ríos. E. y Álvarez-Castañeda 2007. Environmental Responses to altitudinal gradients and subspecific validity in pocket gophers (*Thomomys bottae*) from Baja California Sur, Mexico. (en prensa) *J. Mammal.*

- Rios, E. 2007. Análisis de la variación morfológica y genética de *Thomomys bottae* (Rodentia: Geomyidae) de la Sierra de la Laguna, Baja California Sur, México. Tesis Doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. 97pp.
- Roberts, N. C. 1989. Baja California plan guide. Nat. History Publishing company. California. Pp.309
- Rodriguez-Robles J. A., y J. M. De Jesus-Esco. 2000 Molecular Systematics of NewWorld Gopher, Bull, and Pinesnakes. (Pituophis: Colubridae), a Transcontinental Species Complex. Mol Phyl Evol. 14:35–50.
- Ronquist, F., y J. P. Huelsenbeck. 2003. MrBayes3:1.1 Bayesian phylogenetic inference under mixed models. Bioinformatics, 19:1572--1574
- Ruedi, M., M. F. Smith., y Patton, J. L. 1997. Phylogenetic evidence of mitochondrial DNA introgression among pocket gophers in New Mexico (Family Geomyidae). Mol Ecol. 66, 453–462.
- Ryder, O. A. 1986. Species conservation and systematics the dilemma of subspecies. Trends Ecol. Evol. 1: 9-10.
- Saitou, N., y M. Nei. 1993. The neighbor-joining method for reconstructing phylogenetics trees. Mol. Biol. Evol. 4:406-425.
- Santos-Moreno, J. A., y Y. Hortelano-Moncada. 1997. La variación de Mamíferos una revisión de los enfoques metodológicos actuales. Act. Zool Mex. 70:13-34.
- Savage. 1979. Evolución. C.E.C.S.A. México, 175 pp.

- Schneider, S., D. Roessle., y L. Excoffier. 2000. ARLEQUIN, Version 2.0. a Software for Population Genetic Data Analysis. Available from URL: <http://anthropologie.unige.ch/arlequin>.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*. 43:264–279.
- Smith, J. T. 1984. Miocene and Pliocene marine mollusks and preliminary correlations, Vizcaino Peninsula to Arroyo La Purisma, Northwestern Baja California Sur, Mexico. En: Frizzell, Jr., V.A. (Ed.), *Geology of the Baja California Peninsula*. Pacific Section. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Los Angeles, C. A, pp. 197–217.
- Smith, J. T. 1991. Cenozoic marine mollusks and paleogeography of the Gulf of California. En: Dauphin, J. P., Simoneit, B. R. T. (Eds.), *The Gulf and Peninsular Province of the Californias*. American Association of Petroleum Geologists Memoir 47, pp. 637–666.
- Smith, M. F., y J. L. Patton. 1980. Relationships of pocket gopher (*Thomomys bottae*) populations of the lower Colorado River. *J. Mammal*. 61:681-696.
- Smith, M. F. y Patton, J. L. 1984. Dynamics of morphological differentiation: temporal impact of gene flow in pocket gopher populations. *Evolution* 38:1079--1087.
- Smith, M. F., y J. L. Patton. 1988. Subspecies de pocket gophers: causal bases for geographic differentiation in *Thomomys bottae*. *Syst. Zool*. 37:163-178.
- Smith, M. F. 1998. Phylogenetics relationships and geographical structure in pocket gophers in the genus *Thomomys*. *Mol. Phyl. Evol*. 9:1-4.

- Sneath, P. H., y R. R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman and Company. San Francisco California.
- Swofford, D. 2001. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony ( and other Methods), Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Swofford, D., J. Gray., P. Olsen., P. J. Wanddell., y D. M. Hills. 1996. Phylogenetic Inference. En : David Hill, C. Mortiz, y B. K. Mabl. Sinauer. Molecular Systematics. Associates Inc. Canada. Pp. 407-425.
- Taberlet, P., L. Fumagalli., A. G.Wust-Saucy., y J. F. Cosson. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. Mol. Ecol. 7:453–464.
- Tamura , K. y M. Nei. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitution in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. Mol. Biol. Evol. 10:512--526.
- Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA Polymorphism. Genetics 123:585–595.
- Templeton, A.2001. Using phylogeographic analyses of gene trees to test species status and processes. Mol Ecol. 10:779–791.
- Trujano-Alvarez, A. L. 2003. Análisis taxonómico de *Thomomys bottae* en la región magdalena Vizcaíno de Baja California Sur México. Tesis. Maestria. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. pp. 80
- Trujano-Alvarez, A. L., y S. T. Álvarez-Castañeda. 2007. Taxonomic revision of *Thomomys bottae* in the Baja California Sur lowlands (En prensa). J.Mammal.

- Upton, D. E., y R. W. Murphy. 1997. Phylogeny of the side-blotched lizards (Phrynosomatidae: *Uta*) based on mtDNA sequences: support for a midpeninsular seaway in Baja California. *Mol. Phyl. Evol.* 8:104–113.
- Wiggins, I. L. 1980. *Flora of Baja California*. Standfor University Press. California USA.
- Wilson, I. F. 1948. Buried topography, initial structures and sedimentation in Santa Rosalia area, Baja California, Mexico. *Am. Ass. Petrol Geol. Bull.* 32, 1762–1807.
- Wilson, D. E., y S. Ruff. 1999. *North American Mammals*. Smithsonian Institution Press. Pp. 750.
- Williams, L. R., y G. Cameron. 1984. Demography of dispersal Attwaters pocket gophers *Geomys attwateri*. *J. Mammal.* 65:67-75.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28:114–138.
- Zheng, X., B. S. Arbogast., y G. J. Kenagy. 2003 Historical demography and genetic structure of sister species: deermice (*Peromyscus*) in the North American temperate rain forest. *Mol. Ecol.* 12:711–724.
- Zink, R.M., R. Blackwell., y O. Rojas-Soto. 1997. Species limits on the Le Contes Thrasher. *Condor.* 99: 132–138.
- Zink, R. M. 2002. Methods in comparative phylogeography and their application to studying evolution in the North American aridlands. *Integrative and Comparative Biology.* 42:953–959.

## APÉNDICE I

1. EL TRIUNFO (♂ , ♀ 31) El Carrizal, El Carrizal, 390 km S, El Triunfo, La Pimientilla. 2. TODOS SANTOS (♂ ♀6) Todos Santos, Migriño 3. SANTIAGO (♂ ♀9) Caduaño, Rancho la Mision, Santiago, Las Cuevas, La Ribera. 4. SANTA ANITA (♂ ♀10) 10 km N San José del Cabo, San José del Cabo, Santa Anita. 5. LA PAZ (♂ ♀20) Punta Conejo, San Pedro, El Cien, La Paz, El Centenario, Rancho el Potrero, Reforma Agraria, Punta Coyote. 6. CONSTITUCION (♂ ♀24), El Médano, Constitución, Arroyo Santa Rita, 5 Km López Mateos. 7. SAN CARLOS (♂, ♀16) San Buto, 3 km E Puerto San Carlos. 7 Km N Puerto San Carlos, López Mateos. 8. FRANCISCO VILLA (♂ ♀13) Los laureles, Loma Linda, Las Jarillas, 8.5 Km N Cd. Insurgentes, 19 km N Constitución. 9. GUERRERO NEGRO (♂ ♀52) Emiliano Zapata, Ejido Lagunero, Guerrero Negro, Rancho el Vergel, San Evodio, Valladares, Santa Teresita.

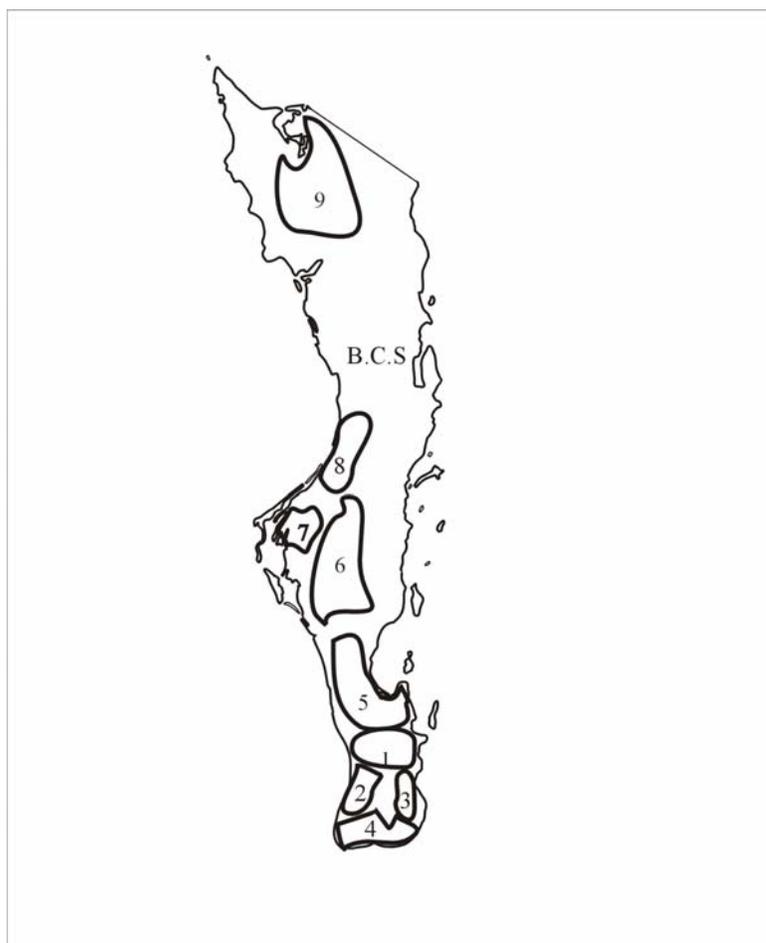


Figura Ia. Representa las nueve poblaciones de *Thomomys bottae* en Baja California Sur analizadas en este estudio (ver Apéndice I para cada nombre de población)

## APÉNDICE II

### **Medidas craneales consideradas para los análisis morfométricos**

1. Longitud nasal (LO)
2. Longitud Basilar de Hesel (Lb)
3. Ancho Zigomático (AZ)
4. Ancho Mastoideo (AM)
5. Constricción Interorbital (CI)
6. Longitud Rostral (LR)
7. Longitud Nasal (LN)
8. Ancho Rostral (AR)
9. Longitud Nasal (LN)
10. Hilera de dientes Maxilar (HDM)
11. Amplitud palatal (AP)
12. Longitud de la Bula (LB)
13. Profundidad Rostral (PR)
14. Profundidad del Cráneo (PC)

### APÉNDICE III

Se enlistan las claves asignadas a cada localidad G, numero de haplotipo H, la localidad, Region a la que pertenecen (S), cordenadas geograficas (Lat-long), Numeros de catalos de ejemplares examinados (No.)

G	H	Localidad	S	Lat.	Long.	No.
A	1	San Bernardino Mts.	Cal.	34.2739	-116.8133	165053
B	2		Cal.	34.2739	-116.8133	158011
C	3		Cal.	34.2739	-116.8133	166364
D	4	Palm Springs	Cal.	33.8284	-116.5334	166255
E	5	San Juan Capistrano	Cal.	33.5143	-117.5688	164070
F	6	San Diego-Rumorosa	Cal.	33.5143	-117.5688	u65259, 8249, 8252
F	7	San Diego-Rumorosa	Cal.	32.9819	-116.5976	U65257
F	8	San Diego-Rumorosa	B.C.	32.3994	-116.0919	8251
F	9	San Diego-Rumorosa	B.C.	32.3994	-116.0919	8253
FGMP	10	San Diego-Rumorosa	B.C.	32.3994	-116.0919	8254
FGMP	10	Laguna Hanson	B.C.	32.1000	-115.9167	8259
G	12	Laguna Hanson	B.C.	32.1000	-115.9167	8257
GI	13	Laguna Hanson	B.C.	32.1000	-115.9167	8260
GU	11	Laguna Hanson	B.C.	32.1000	-115.9167	8256
H	14	Ojos Negros	B.C.	31.9333	-116.2500	8271
GI	13	Sangre de Cristo	B.C.	31.8775	-116.1497	8272
I	15	Sangre de Cristo	B.C.	31.8775	-116.1497	8273
J	16	Punta Banda	B.C.	31.7167	-116.5667	8274
J	17	Punta Banda	B.C.	31.7167	-116.5667	8275
K	18	Santo Tomás	B.C.	31.5678	-116.4403	8277, 8278
KLO	19	Santo Tomás	B.C.	31.5678	-116.4403	8280
K	20	Santo Tomás	B.C.	31.5678	-116.4403	8279
KLO	19	La Bocana	B.C.	31.5583	-116.6156	8296
L	21	La Bocana	B.C.	31.5583	-116.6156	8297
L	22	La Bocana	B.C.	31.5583	-116.6156	8298
L	23	La Bocana	B.C.	31.5583	-116.6156	8300
FGMP	10	San Matías	B.C.	31.3486	-115.5736	8264
M	24	San Matías	B.C.	31.3486	-115.5736	8263
M	25	San Matías	B.C.	31.3486	-115.5736	8266
M	26	San Matías	B.C.	31.3486	-115.5736	8269
M	27	San Matías	B.C.	31.3486	-115.5736	8270
N	28	Valle de la Trinidad	B.C.	31.3333	-115.7500	2890
N	29	Valle de la Trinidad	B.C.	31.3333	-115.7500	2892
KLO	19	San Telmo	B.C.	31.0164	-115.3472	8303
O	30	San Telmo	B.C.	31.0164	-115.3472	8302

O	31	San Telmo	B.C.	31.0164	-115.3472	8304
OP	32	San Telmo	B.C.	31.0164	-115.3472	8305, 8306
FGMP	10	El Rosario	B.C.	30.0833	-115.6833	8316
OP	32	El Rosario	B.C.	30.0833	-115.6833	8319, 8320
P	33	El Rosario	B.C.	30.0833	-115.6833	8308
P	34	El Rosario	B.C.	30.0833	-115.6833	8321
Q	35	Misión San Fernando	B.C.	29.9719	-115.2353	8322
Q	36	Misión San Fernando	B.C.	29.9719	-115.2353	8323
Q	37	Misión San Fernando	B.C.	29.9719	-115.2353	8324
QU	38	Misión San Fernando	B.C.	29.9719	-115.2353	8327
Q	39	Misión San Fernando	B.C.	29.9719	-115.2353	8322
R	40	Cataviña	B.C.	29.9217	-114.9494	8333, 8336
R	41	Cataviña	B.C.	29.9217	-114.9494	8334, 8335
R	42	Cataviña	B.C.	29.9217	-114.9494	8337
S	43	Catarina	B.C.	29.7000	-115.1333	8332
T	44	Punta Prieta	B.C.	28.8417	-114.1042	8307
GU	11	El Arco	B.C.	28.2097	-113.5186	10946
QU	38	El Arco	B.C.	28.2097	-113.5186	10945
VW	45	Misión San Borja	B.C.	28.7433	-113.7531	7719
W	46	Vizcaíno	B.C.S.	27.5650	-113.5342	7795
W	47	Vizcaíno	B.C.S.	27.5464	-113.3958	7824
W	48	Vizcaíno	B.C.S.	27.5464	-113.3958	7825
W	49	Vizcaíno	B.C.S.	27.5464	-113.3958	7823
VW	45	Guerro Negro	B.C.S.	27.5464	-113.3958	7826
V	50	Guerro Negro	B.C.S.	27.9561	-114.0628	7722
X	51	North Pacific	B.C.S.	26.0831	-112.1522	7654, 7658, 7668, 7669
X	52	North Pacific	B.C.S.	26.0522	-112.1250	7661
X	53	North Pacific	B.C.S.	26.0522	-112.1250	7663
X	54	North Pacific	B.C.S.	26.0522	-112.1250	6156, 6169, 7664
X	55	North Pacific	B.C.S.	25.8043	-112.0271	6670, 6671, 6674, 6675 7656, 7657, 7659, 7662 7678, 7680
X	56	North Pacific	B.C.S.	25.8043	-112.0271	6676
X	57	North Pacific	B.C.S.	25.7261	-112.0742	6682
X	58	North Pacific	B.C.S.	25.4439	-111.8739	7641
X	59	North Pacific	B.C.S.	25.2369	-111.9454	6154
X	60	North Pacific	B.C.S.	25.2369	-111.9454	6155
X	61	North Pacific	B.C.S.	25.0386	-111.6525	6170
X	62	North Pacific	B.C.S.	25.0386	-111.6525	6171
X	63	North Pacific	B.C.S.	24.7742	-112.0789	6164
X	64	North Pacific	B.C.S.	24.7742	-112.0789	6165
X	65	North Pacific	B.C.S.	24.7742	-112.0789	153727
X	66	North Pacific	B.C.S.	24.7742	-112.0789	153728
X	67	North Pacific	B.C.S.	24.7663	-111.7891	6159, 6196

X	68	North Pacific	B.C.S.	24.7663	-111.7891	6197
X	69	North Pacific	B.C.S.	24.6658	-112.1411	11611
X	72	North Pacific	B.C.S.	24.6578	-111.2061	6694
X	73	North Pacific	B.C.S.	24.6578	-111.2061	6695
X	74	North Pacific	B.C.S.	24.5378	-111.5025	6686, 6687, 7800
X	75	North Pacific	B.C.S.	24.5378	-111.5025	6688
X	76	North Pacific	B.C.S.	24.5378	-111.5025	6689
X	77	North Pacific	B.C.S.	24.2455	-111.0334	6198
X	78	North Pacific	B.C.S.	24.2455	-111.0334	6199
X	79	North Pacific	B.C.S.	24.2455	-111.0334	6200
X	80	North Pacific	B.C.S.	24.2455	-111.0334	6201
Y	70	Gulf Side	B.C.S.	24.6596	-110.7718	7606
Y	71	Gulf Side	B.C.S.	24.6596	-110.7718	7608
Y	81	Gulf Side	B.C.S.	24.1496	-110.4343	6665
Y	82	Gulf Side	B.C.S.	24.1496	-110.4343	6666
Y	83	Gulf Side	B.C.S.	24.1061	-110.3311	7611
Y	84	Gulf Side	B.C.S.	24.1061	-110.3311	7844
Y	85	Gulf Side	B.C.S.	24.1000	-110.3833	126
Y	86	Gulf Side	B.C.S.	23.9300	-109.9431	7645
Y	87	Gulf Side	B.C.S.	23.9300	-109.9431	6673, 7647
Y	88	Gulf Side	B.C.S.	23.9300	-109.9431	7648
Y	89	Gulf Side	B.C.S.	23.9300	-109.9431	7649
Y	90	Gulf Side	B.C.S.	23.9139	-110.2608	7865
Y	91	Gulf Side	B.C.S.	23.8061	-110.1072	6620
Y	92	Gulf Side	B.C.S.	23.8061	-110.1072	6622, 6636
Y	93	Gulf Side	B.C.S.	23.8061	-110.1072	6624
Y	94	Gulf Side	B.C.S.	23.7981	-110.2641	7622
Y	95	Gulf Side	B.C.S.	23.7981	-110.2641	7860, 7861
Y	96	Gulf Side	B.C.S.	23.7981	-110.2641	7862
Y	97	Gulf Side	B.C.S.	23.7981	-110.2641	7641
Y	99	Gulf Side	B.C.S.	23.6011	-109.5547	6632
Y	100	Gulf Side	B.C.S.	23.6011	-109.5547	6633
Y	101	Gulf Side	B.C.S.	23.6011	-109.5547	6634, 6635, 7604
Y	103	Gulf Side	B.C.S.	23.5375	-109.6611	5299
Y	104	Gulf Side	B.C.S.	23.5375	-109.6611	5303
Y	105	Gulf Side	B.C.S.	23.4992	-109.8169	11672, 11674, 11679 11681
Y	106	Gulf Side	B.C.S.	23.4992	-109.8169	11682
Y	107	Gulf Side	B.C.S.	23.4613	-109.7231	5295, 5296
Y	112	Gulf Side	B.C.S.	23.3639	-109.7733	5305
Y	114	Gulf Side	B.C.S.	23.2749	-109.7357	6215
Y	115	Gulf Side	B.C.S.	23.2749	-109.7357	5304, 5306, 6214-6220 6656, 6661
Y	116	Gulf Side	B.C.S.	23.1378	-109.7014	6664

Za	102	Southern Pacific	B.C.S.	23.1822	-109.7186	6220
Z	98	Southern Pacific	B.C.S.	23.6500	-110.4167	8367
Z	108	Southern Pacific	B.C.S.	23.4486	-110.2322	5480
Z	109	Southern Pacific	B.C.S.	23.4486	-110.2322	5481
Z	110	Southern Pacific	B.C.S.	23.4486	-110.2322	5482
Z	111	Southern Pacific	B.C.S.	23.4486	-110.2322	5483
Z	113	Southern Pacific	B.C.S.	23.3525	-110.1892	6214
Z	117	Southern Pacific	B.C.S.	23.0222	-110.0683	6638
Z	118	Southern Pacific	B.C.S.	23.0222	-110.0683	6639
Z	119	Southern Pacific	B.C.S.	23.0222	-110.0683	6640
Z	120	Southern Pacific	B.C.S.	23.0222	-110.0683	6641, 6644
Za	102	Sierra de la Laguna	B.C.S.	23.5450	-109.9756	6514-6517, 6220, 6221